Die Haploidgeneration der Dipsacaceen und ihre Bedeutung für die systematische Stellung dieser Familie

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Berlin

vorgelegt von

Dr. med. Waldemar Braun

1929

Druck: Graphisches Institut Paul Funk,
Berlin SW 48, Friedrichstr. 231.

Referenten: Privatdozent Dr. P. N. Schürhoff
Professor Dr. L. Diels

Tag der Promotion: 4. Juni 1930

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meiner lieben Frau Hildegard zugeeignet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547615_0056

Die Dipsacaceen werden von Engler in die Reihe der Rubiales gestellt. Auch Wettstein rechnet sie zu der gleichen Gruppe; Hoeck äußert sich in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (1891) über die systematische Stellung der Dipsacaceen folgendermaßen: „Unzweifelhafte Beziehungen zeigen die Dipsacaceae nur zu den Valerianaceae. Die Gattung Triplostegia namentlich steht letzterer Familie so nahe, daß sie früher zu derselben gerechnet ist; obwohl sie habituell den Valerianaceae ähnlicher, ja sogar durch den Geruch an diese erinnert, macht doch vor allem die Ausbildung des Außenkelches ihre Zugehörigkeit zu den Dipsacaceae unzweifelhaft. Wie der Außenkelch der Dipsacaceae sich aus dem Vorb. der Valerianaceae ableiten läßt, ist vom Verfasser an anderer Stelle (Englers Jahrb. III, 19) erörtert. Das ursprüngliche Diagramm beider Familien (z. B. Nardostachys und Scabiosa) stimmt im wesentlichen überein. Eine nahe Verwandtschaft zu den Calyceraceae, wie sie Baillon u. a. (neuerdings noch wieder Tanfani) annimmt, ist schon durch die geographische Verbreitung ausgeschlossen, ferner durch Blattstellung, Knospenlage, Außenkelch, Nichtverbindung der Stb. u. a., Gründe, welche sämtlich auch gegen einen nahen Anschluß an die Compositae sprechen."

Es sei jedoch hervorgehoben, daß Eichler (1890) die Dipsacaceen mit den Valerianaceen und Compositen in die Reihe der Aggregatae zusammengefaßt und die Campanulaceen mit den Lobeliaceen, Stylidiaceen, Goodeniaceen und endlich auch den Cucurbitaceen zur Reihe der Campanulinae vereinigt. Daß auch neuerdings diese Eichlersche Anschauung noch vertreten wird, ergibt sich z. B. daraus, daß Giesenhagen in seinem Lehrbuch der Botanik (10. Aufl. 1928) ebenfalls die Valerianaceae, Dipsacaceae und die Compositen zu einer gemeinsamen Ordnung, den Monospermae zusammenfaßt.

Es ist nun zu beobachten, daß die Merkmale der Diploidgeneration, welche zur Auswertung der systematischen Beziehungen herangezogen werden, durchaus nicht immer eine morphologische Entfaltung auf Grund innerer Faktoren darstellen, sondern in manchen Fällen reine physiologische Anpassungen sind, die wir als Konvergenzerscheinungen deuten müssen oder die wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit als reine Konvergenzerscheinungen angesehen werden können. So spielt z. B. gerade für die Zusammenfassung der Campanulaceae mit den Compositae der Fegeapparat des Griffels eine besondere Rolle. Doch handelt es sich hier ohne Zweifel nicht um das Endglied einer bestimmten Entwicklungsrichtung, sondern um eine physiologisch wichtige Anpassung, die auch nicht einmal bei allen Familien der Engler'schen Campanulatae durchgeführt ist.

Ferner wird das Vorkommen von Inulin bei den Campanulaceen und Compositen als wesentlicher Faktor für eine verwandtschaftliche Beziehung gewertet. So schreibt z. B. Schumann*): „Verwandtschaftlich stehen sie (die Campanulaceae) den anderen Familien der Reihe nahe, so auch den Compositen, besonders durch die kopfförmigen Blütenstände mancher Gattungen, sowie durch das Vorkommen von Inulin." Hierzu ist zu bemerken, daß bisher nicht bei allen von Engler zu den Campanulatae gestellten Familien Inulin nachgewiesen worden ist, und daß Inulin bei verschiedenen Violaceen, bei Drosophyllum lusitanicum, ferner bei einigen Monocotyledoneen (Leucoium, Galanthus, Allium) und endlich bei zwei Marcgraviaceen gefunden wurde. Es geht hieraus hervor, daß das Vorkommen von Inulin bei Compositen, Campanulaceen, Goodeniaceen und Stylidiaceen nicht von ausschlaggebender Bedeutung für eine nahe Verwandtschaft zu bewerten ist.

*) In „Natürl. Pflanzenfamilien".

Die mannigfaltigen Formen der Diploidgeneration bedeuten großenteils Anpassungserscheinungen, vor allem an die bei der Befruchtung mitwirkende Tierwelt, und sind daher als durch äußere Faktoren gezüchtet zu betrachten. Wir finden infolgedessen sehr zahlreiche Konvergenzerscheinungen und müssen daher bei jedem Merkmal genau prüfen, ob es sich um eine typische Fortentwicklung „verwandtschaftlicher" Anlagen handelt. So sind auch die kopfförmigen Blütenstände (vgl. das Zitat nach Schumann) durchaus nicht als Verwandtschaftsmerkmal anzusehen, sondern auch hier handelt es sich wieder um eine Ausgestaltung des Schauapparates, wie sie in den verschiedensten Pflanzenfamilien vorkommt.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Haploidgeneration. Wir finden bis zur Befruchtung das Bestreben einer ständigen Reduktion des Gametophyten. Einerseits wird der Entwicklungsgang bis zur Eizelle durch Unterdrückung von Teilungen möglichst beschleunigt und andererseits für eine besonders gute Ernährung des männlichen Gametophyten in den Antheren gesorgt, was in zweckmäßigster Weise durch die Bildung eines Periplasmodiums erreicht wird. Auch die simultane Tatradenbildung, sowie die Furchungsteilung der Tetrade sind als schneller zum Ziele führende Progressionen anzusehen. Endlich erkennen wir noch in der Teilung der Antheridium-Mutterzelle im ungekeimten Pollenkorn das Bestreben des männlichen Gametophyten den ganzen Ausbildungsgang auf dem Diplonten zu Ende zu führen. Nur bei der Reifung des Samens treten gegenüber dem primitiven zellulären Endosperm Progressionen auf, die Komplikationen verschiedener Art darstellen, um eine schnelle Nahrungsaufnahme in das Endosperm zu ermöglichen, wodurch dem Embryo bei seinem Wachstum reichliches Nährmaterial zur Verfügung gestellt wird. Gerade diese nach der Befruchtung stattfindenden Vorgänge im Embryosack sind von besonderem systematischen Wert, da sich zeigen läßt, daß sie für die einzelnen Familien, ja sogar für viele Reihen spezifisch sind. Wir finden, daß manche Familien die ernährungsphysiologische Bedeutung des zellulären Endosperm durch Vergrößerung oder Vermehrung der Antipoden zu verbessern suchen. Dieses Hilfsmittel hat sich indessen ganz allgemein als verbesserungsbedürftig gezeigt, so daß überall da, wo eine Vermehrung oder besondere Vergrößerung der Antipoden stattgefunden hat, sehr stark die Tendenz zum Ausdruck kommt, das zelluläre Endosperm in ein nucleäres umzuwandeln. Wir finden daher häufig bei Vermehrung der Antipoden schon ein nucleäres Endosperm vor. Anders bei den Dipsacaceen und Compositen. Hier führen die Dipsacaceen noch stets ein zelluläres Endosperm, während bei den Compositen in einer Anzahl von Fällen sich bereits ein nucleäres Endosperm entwickelt hat, obwohl im allgemeinen noch das zelluläre Endosperm vorherrscht. Ganz scharf getrennt von dieser Entwicklungsrichtung ist der Typus des endospermalen Basalapparates. Hier sind die Antipoden klein und zeigen keine Vermehrung, und der Basalapparat übernimmt zuerst haustoriale Funktionen. Von dem primitiven, zelligen Endosperm bleibt als Charakteristikum nur noch die Bildung einer Zellwand nach der ersten Kernteilung übrig. Es besteht überall bei Anlage des Basalapparates die Tendenz, auch diese erste Teilung ausfallen zu lassen und so ein rein nucleäres Endosperm zu bilden. Als Beispiel seien hier die Helobiae und Liliiflorae genannt. Einen dritten Entwicklungstypus zeigt das Endosperm durch die Ausbildung von mikropylaren und chalazalen Haustorien. Dieser Typus findet sich nur bei den Metachlamydeen und zeigt eine außerordentliche Vollkommenheit, was sich darin zu erkennen gibt, daß das zentrale Endosperm nicht wie bei den anderen beiden Typen in den nucleären Zustand übergeht und also auf die Progression vom zellulären zum rein nucleären verzichtet. Die einzelnen Typen der Endospermentwicklung sind so charakteristisch, daß man annehmen muß, die Tendenz zur Entwicklung des jeweiligen Typus sei außerordentlich früh festgelegt worden. Man findet nämlich bei einander nahestehenden Familien immer nur einen dieser T y p e n und kann infolgedessen auch umgekehrt den Schluß ziehen, daß v e r s c h i e d e n a r t i g e Endospermtypen gegen eine Verwandtschaft der betreffenden Familien sprechen.

Im besonderen ist S c h ü r h o f f bestrebt, die Haploidgeneration als der Diploidgeneration gleichwertig für die Erkennung verwandtschaftlicher Beziehungen heranzuziehen, und wies (1927) auf

die großen Unterschiede zwischen den Campanulaceen einerseits und den Compositen andererseits in der Haploidgeneration hin, während er im Gegensatz dazu auf die großen Uebereinstimmungen in der Haploidgeneration der Rubiales und der Compositen aufmerksam machte. Er spricht die Vermutung aus, daß diese Uebereinstimmung als Ausdruck einer natürlichen Verwandtschaft, zum mindesten aber als ein Kennzeichen einer gleichen Entwicklungshöhe anzusehen sei, so daß die Compositen besser an die Valerianaceen und besonders an die Dipsacaceen anzuschließen wären. Er betont, daß unsere cytologischen Kenntnisse über die Haploidgeneration der Dipsacaceen zum Teil noch sehr lückenhaft sind, so daß ein Vergleich der Entwicklung der Haploidgeneration der Compositen mit der der Dipsacaceen bisher nur recht mangelhaft durchgeführt werden konnte. Es seien ferner zahlreiche der anderen von Engler unter die Campanulatae gestellten Familien auch noch nicht genügend erforscht, so daß wir zur Entscheidung der Verwandtschaftsfrage auf Grund der Haploidgeneration in erster Linie auf die Familie der Campanulaceae angewiesen sind.

Die vorliegende Arbeit bezweckt nun, einige Lücken in unserer Kenntnis über die Entwicklung der Haploidgeneration der Dipsacaceen auszufüllen, um festzustellen, wieweit sich die cytologischen Verhältnisse dieser Familie zu einer systematischen Auswertung vor allem in ihren Beziehungen zu den Merkmalen der Haploidgeneration der Compositen verwerten lassen.

Das Thema zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich Herrn Privatdozent Dr. P. N. Schürhoff, dem ich auch an dieser Stelle für seine Anregungen und seine ständige Hilfsbereitschaft meinen besten Dank ausspreche.

Das Material zu den nachfolgenden Untersuchungen entstammt dem Berliner Botanischen Garten und wurde im Sommer 1926, 27 und 28 gesammelt. Die Fixierung wurde teils mit kochender Chromessigsäure, teils mit Carnoy'scher Lösung vorgenommen und das Material in Paraffin eingebettet. Die jungen Stadien der männlichen und weiblichen Haploidgeneration wurden 5 µ geschnitten, die älteren 10 µ. Gefärbt wurde im allgemeinen mit Eisenhaematoxylin. Jedoch ließen sich die reifen Pollenkörner nach dieser Methode überhaupt nicht differenzieren, so daß hierfür die Safranin-Anilinblau-Färbung angewandt wurde. Hiermit gelang eine gute Differenzierung besonders nach Ansäuerung der Anilinblau-Lösung mit etwas Essigsäure.

Die bisherige Literatur über die Haploidgeneration der Dipsacaceen beschäftigt sich mit verschiedenen Einzelvorgängen. Doch wurde die Cytologie dieser Familie noch nicht zusammenfassend bearbeitet, insbesondere noch nicht unter dem Gesichtspunkte, ob sich aus dem cytologischen Verhalten Schlüsse auf verwandtschaftliche Beziehungen zu nahestehenden Familien, insbesondere zu den Compositen ergeben würden. Daher gibt die vorhandene Literatur uns nur Bruchstücke oder Einzelheiten, die nachstehend besprochen werden.

Bei Cephalaria tatarica beschreibt Strasburger (1889) das Auftreten eines Periplasmodiums in den Pollensäcken: „Es fällt das mit der Zeit zusammen, in welcher die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und als Plasmodium zwischen die Pollenkörner einwandern."

Die Periplasmodiumbildung bei den Dipsacaceen wurde ferner von Juel (1915) für Knautia angegeben. Die Tapetenzellen isolieren sich seitlich voneinander und wachsen schlauchförmig zwischen die Pollenkörner hinein; nachdem sie sich in der Mitte begegnet sind, tritt die Verschmelzung zu einem Plasmodium ein. Endlich liegt noch eine vorläufige Veröffentlichung von Risse (1926) über die Periplasmodiumbildung bei den Dipsacaceen vor. Risse stellt zunächst fest, daß die Periplasmodiumbildung bei den Dipsacaceen auf einer etwas anderen Entwicklungsstufe steht als bei den Helobiae und den Commelinaceae. Die Periplasmodiumbildung wurde festgestellt bei Cephalaria leucantha, Knautia arvensis, Scabiosa columbaria, Scabiosa acrania, Scabiosa stellata, Scabiosa maritima, Scabiosa branchiata, Scabiosa prolifera und Dipsacus silvestris.

Am ausgeprägtesten zeigt den Ansatz zu Periplasmodiumbildung Knautia. Wenn die Pollenmutterzellen sich in Tetraden teilen, so sind die Tapetenzellen sehr groß, reich an Plasma und haben in der Mitte eine große Vakuole. Die Kerne sind groß und zeigen reichen Chromatingehalt. Wenn

die Tetraden sich auflösen, so verlängern sich die Tapetenzellen zentripetal, schieben sich zwischen die Pollenkörner und füllen die Räume zwischen ihnen aus. Das Plasma der einzelnen Zellen verschmilzt nicht miteinander.

Bei den Scabiosen geht die Einwanderung der Tapetenzellen später vor sich. Sie bleiben erst an der Pollenfachwand liegen. Wenn die Pollenkörner mit der Bildung der Exine begonnen haben, bewegen sich lange Plasmaschläuche mit Kernen zwischen die Pollen. Die Kerne sind noch reich an Chromatin. Sie legen sich vielfach an die Pollenkörner und degenerieren.

Bei Dipsacus sind die Tapetenzellen zur Zeit der Synapsis groß und reich an Plasma. Die Kerne sind reich an Chromatin. Letzteres zeigt sich wie bei Knautia in Gestalt von kleinen Kügelchen. Nach dieser Zeit lockern die Tapetenzellen ihren Verband und beginnen zu degenerieren. In späteren Stadien sieht man dann Plasmareste mit degenerierten Kernen zwischen dem Pollen liegen. Risse ist der Ansicht, daß in der Periplasmodiumbildung der einzelnen Gattungen Unterschiede bestehen, und stellt eingehendere Untersuchungen in Aussicht.

Endlich beschreibt Chiarugi (1927) die Periplasmodiumbildung bei Knautia neglecta. Er gibt an, daß die zwischen die Pollenkörner eingewanderten Protoplasten der Tapetenzellen nicht miteinander verschmelzen, so daß also das Periplasmodium von Knautia neglecta sich in dieser Beziehung von dem der Caprifoliaceae (Lonicera) und dem der Valerianaceae (Valeriana) unterscheide.

Ganz eigenartige Verhältnisse behauptet Lavialle (1926) bei der Pollenentwicklung von Knautia arvensis gefunden zu haben. Es sollen zuerst 50—60 Pollenmutterzellen im Antherenfach gebildet werden, die dann durch Resorption bis auf 10—20 verringert werden, so daß die funktionierenren Pollenmutterzellen in einer Reihe, umgeben vom Plasma der resorbierten Schwesterzellen, liegen. In diesen übrig bleibenden Pollenmutterzellen spiele sich dann die Reduktionsteilung ab. Erst während der Pollenreifung soll sich die Antherenwand differenzieren. Durch tangentiale Teilungen liefere die primäre Wand nach innen zu die Tapetenschicht, nach außen die sekundäre Wandschicht. Diese letztere zerfällt durch weitere tangentiale Teilungen in eine mechanische und in eine transitorische. Lavialle gibt ferner an, daß niemals Fremdbestäubung erfolge, sondern stets Kleistogamie. Die Pollenkörner sollen schon in den Antheren keimen. Eine Richtigstellung dieser eigenartigen Angaben findet sich bei der Diskussion meiner Untersuchungen.

Ueber die weibliche Haploidgeneration der Dipsacaceen findet sich eine Untersuchung von Balicka-Iwanowska (1899). Bei Morina longifolia finden sich 3 gut entwickelte Antipoden, die sich nach der Befruchtung vermehren; das Endosperm wird nach dem zellulären Typus gebildet und besonders weist Balicka-Iwanowska darauf hin, daß keine Haustorien entwickelt sind.

Ferner liegen Untersuchungen über Knautia arvensis vor. Zuerst gab Molliard (1895) an, daß sich die Antipoden nicht vermehren, daß jedoch die Zellen des Nucellus an der Basis des Embryosackes im Stadium des reifen Embryosackes sich vermehren und eine Art Kette um die Antipoden bilden.

Das gleiche Objekt wurde von Lavialle (1925) untersucht und in drei Veröffentlichungen des gleichen Jahres beschrieben. Zuerst gibt Lavialle die normale Entwicklung bis zum reifen Embryosack an; dann sollen die Tapetumzellen die Antipoden zusammendrücken, so daß diese sogar bis in den oberen Teil des erweiterten Embryosackes geschoben werden. Die drei Antipoden lagern sich dann in einer Linie übereinander, die innerste Antipode vergrößert sich stark, so daß die Reihe das Aussehen etwa eines Trichters bekommt. Gleichzeitig steigt die Zahl der darunter liegenden Antipoden auf 4—5. Darauf degeneriert die innerste Antipode, dann wiederholt die nächste Antipode den gleichen Vorgang und noch 4—5 mal soll sich dieser Vorgang wiederholen. Auch die periantipodialen Zellen drängen sich in den Embryosack hinein und degenerieren. Die von den antipodialen Zellen gelieferten Substanzen mischen sich untereinander, aber nicht mit dem Inhalt des Embryosackes. Sie drängen den Embryosackinhalt vor sich her, der Mikropyle zu.

Zu der Beschreibung dieses eigenartigen Vorganges gibt Lavialle eine Abbildung, die ich an anderer Stelle der vorliegenden Arbeit wiedergebe, um an Hand meiner Untersuchungen die Angaben von Lavialle richtig zu stellen und meine Erklärung in Uebereinstimmung mit den von ihm gesehenen Bildern zu bringen.

Ueber die Haploidzahlen der Dipsacaceen ist noch zu sagen, daß Tischler (1927) für 23 Arten die Haploidzahl 8 angibt; nur für Cephalaria syriaca wird die Haploidzahl 5 angegeben.

Die für einen Vergleich mit den Dipsacaceen in Betracht kommende zytologische Literatur über die Campanulaceae ist nur sehr gering, ganz zu schweigen von den wenigen Angaben über die Goodeniaceae, Stylidiaceae und Calyceraceae. Es kann daher nicht unsere Aufgabe sein, die letztgenannten Familien zum Vergleich heranzuziehen, und wir müssen uns deshalb fast ausschließlich darauf beschränken, die Campanulaceae den Dipsacaceen einerseits und den Compositen andererseits gegenüber zu stellen. Ueber die männliche Haploidgeneration der Campanulaceae liegen einige Angaben von Barnes (1885) vor, aus denen im wesentlichen die Zweikernigkeit der Pollenkörner und das Fehlen eines Tapetenperiplasmodiums hervorgeht.

Ueber die weibliche Haploidgeneration von Campanula rotundifolia berichtet Balicka-Iwanowska (1899): „Die Embryosackentwicklung zeigt den normalen sympetalen Typus. Nach der Befruchtung entwickelt sich ein zelluläres Endosperm mit einem großen mikropylaren Haustorium und einem kleinen chalazalen. Die Antipoden sind stets einkernig und vergrößern sich nicht. In dem chalazalen Haustorium ist nach kurzer Zeit kein Kern mehr zu erkennen, während das mikropylare Haustorium zwei außerordentlich große Kerne besitzt.

Die Entwicklung des Embryosackes sowie die Befruchtung von Campanula americana L. wurde von Barnes (1885) beschrieben, und schon Hofmeister (1859) hatte hier das mikropylare und chalazale Haustorium gesehen. Auch für Campanula medium waren schon von Hofmeister (1859) die Endospermhaustorien angegeben worden.

Ueber die Embryosackentwicklung verschiedener Lobelia-Arten liegen übereinstimmende Angaben vor von mehreren Autoren, so z. B. von Jönsson (1881) und Armand (1912). Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack aus der innersten der vier Mikrosporen gebildet. Uns interessiert vor allem die Angabe von Billings (1901), daß das Endosperm von Lobelia Cliffordiana und Lobelia exelsa Mikropyl- und Chalaza-Haustorien besitzt.

Endlich werden noch für Glossocomia und Codonopsis Endosperm-Haustorien von Hofmeister (1859) angegeben.

Die Goodeniaceae schließen sich den Campanulaceae eng an. Von Billings (1901) wird für Scaevola attenuata und Scaevola Koenigii ein schwaches Mikropylhaustorium angegeben. Nach Brough (1927) sind bei Dampiera stricta R. Br. die Tapetenzellen zweikernig und degenerieren, ohne ein Plasmodium zu bilden. Die reifen Pollen sind zweikernig. Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinucellat, das Archespor einzellig; es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die chalazale einen normalen Embryosack liefert. Das Endosperm bildet sich nach dem nucleären Typus, doch zeigen sich (wie aus Abb. 45 hervorgeht) die mikropylaren Zellen des Endosperms vergrößert, und ganz besonders bemerkenswert ist der sehr lange Suspensor, welcher vollkommen mit dem bei Campanula rotundifolia von Balicka-Iwanowska (1899) in Fig. 60a abgebildeten übereinstimmt. Einen solch langen Suspensor finden wir niemals bei nukleärem Endosperm, er ist aber gerade charakteristisch für das zelluläre Endosperm in Verbindung mit einem mikropylarem Haustorium. Es kann daher die Möglichkeit bestehen, daß tatsächlich doch noch ein Mikropyl-Haustorium gebildet wird, oder aber, man kann annehmen, daß der lange Suspensor ein Relikt einer Anpassung an Endospermhaustorien ist.

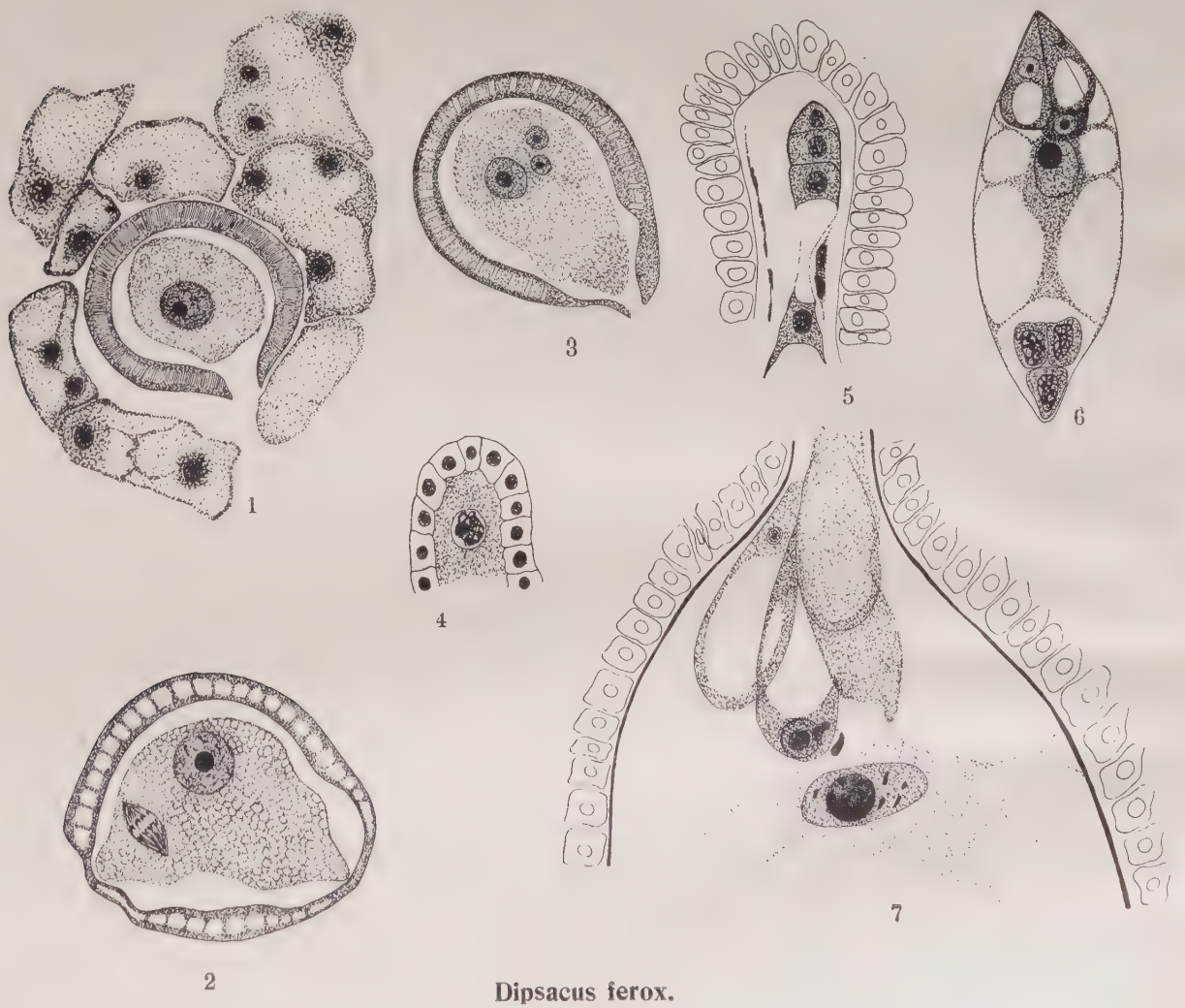
Ueber die Haploidgeneration der Compositen liegt eine außerordentlich große Literatur vor, auf die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht im einzelnen eingegangen werden kann. Es sei daher auf die zusammenfassende Darstellung verwiesen, welche Schürhoff in seiner „Zytologie der Blütenpflanzen" (1926) gegeben hat. Es ist nur ganz summarisch hervorzuheben, daß die Compositen teils ein vielzelliges weibliches Archespor, teils ein einzelliges anlegen. Bei den Arten mit vielzelligem Archespor entwickeln sich gewöhnlich mehrere Makrosporen weiter, doch gelangt im allgemeinen nur in Embryosack zur Reife. Fast immer entwickelt sich von den 4 Makrosporen nur die chalazale weiter und bildet entweder einen normalen achtkernigen Embryosack, oder aber es werden zum Aufbau des Embryosackes verschiedene Makrosporen derselben Tetrade verwendet, wodurch dann häufig 16kernige Embryosäcke entstehen. Eine ganz besondere Mannigfaltigkeit zeigt das Verhalten der Antipoden. Viele Arten bilden 3 normale Antipoden aus, eine größere Anzahl zeigt eine bedeutende Vermehrung der Antipodenzellen bzw. der Antipodenkerne. Bei zahlreichen Arten liegt das Bestreben vor, die unterste Antipode als Haustorium auszubilden, und zwar kann dann dieses Haustorium einkernig sein oder zwei Kerne enthalten. Auch in dem letzteren Falle können wir verschiedene Typen unterscheiden, indem die Zweikernigkeit dieser Antipoden durch Verwendung der Kerne zweier Antipoden erreicht wird, sodaß der Antipodenapparat nun aus zwei Zellen besteht, oder aber es tritt in allen drei Antipoden nachträglich eine Kernverdoppelung auf.

Fast immer finden wir bei der Ausbildung eines Antipodenhaustoriums, daß das Endosperm den zellulären Typus beibehalten hat. In einigen Fällen wächst auch eine der beiden Synergiden nach der Befruchtung zu einem Haustorium aus, doch findet dann keine Kernvermehrung statt. Das Endosperm ist bei der Mehrzahl der Compositen nach dem zellulären Typus gebildet, bei einigen tritt jedoch bereits der nukleäre Typus der Endospermbildung auf.

Die weibliche Haploidgeneration der Compositen zeigt also ein außerordentlich abwechslungsreiches Bild, wie wir es bei keiner anderen Familie finden. Nur in einer Beziehung zeigt gerade die Endospermentwicklung ein ganz eindeutiges Bild, indem nämlich niemals ein Endosperm mit mikropylarem und chalazalem Haustorium gebildet wird. Diese Tatsache erscheint direkt auffallend, einerseits wenn man die vielen Variationen in Erwägung zieht, die zur besseren Nahrungsherbeischaffung für das Endosperm ausgebildet werden und die zum Teil, wie die erwähnten Synergiden-Haustorien, bisher noch bei keiner anderen Familie festgestellt wurden; andererseits ist es sehr auffallend, daß die Compositen von dem Endosperm-Haustorien-Typus keinen Gebrauch machen, obwohl dieser Typus sehr häufig ist und gerade auf die Sympetalen beschränkt ist. Wir müssen daher annehmen, daß die Anlage zur Entwicklung eines Endosperm-Haustorien-Typus relativ früh entstanden ist und daher einen erheblichen genetischen Wert besitzt. Wir finden diesen Typus als Kennzeichen mehrerer Reihen und andererseits können wir ihn anderen Reihen gegenüberstellen, bei denen er überhaupt nicht vorkommt, sondern wo sich in der Ausbildung des Endosperms und seiner Hilfsorgane Variationen vorfinden, die vollkommen mit dem Entwicklungstypus der Compositen übereinstimmen. Eine solche Reihe ist — und zwar die einzige, die ihre Anlagen zur ähnlichen Vollkommenheit gebracht hat, wie die Compositen — die Reihe der Rubiales. Näheres hierüber wird bei der Diskussion der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zu erörtern sein.

Dipsacus ferox.

Die jungen Stadien der männlichen Haploidgeneration zeigten in der Diakinese die Haploidzahl 8. Die allotypischen Teilungen sind ohne Besonderheiten; auch die Tetradenteilung erfolgt nach dem normalen Furchungstypus. Im Stadium des einkernigen Pollenkornes finden wir bereits eine kräftig entwickelte Exine, an welcher sich drei Schichten unterscheiden lassen; und zwar eine mittlere Stäbchenschicht und nach außen und innen je eine granulierte Schicht (Fig. 1). Die Austrittsstellen für den Pollenschlauch sind in diesem Stadium sehr deutlich zu erkennen, und zwar handelt



Dipsacus ferox.

Vergr.: Fig. 1—7 500 : 1.

Fig. 1. Einkerniges Pollenkorn, Periplasmodiumbildung. — Fig. 2. Zweikerniges Pollenkorn. Teilung der Antheridium-M. Z. Haploidzahl 8. — Fig. 3. Dreikerniges Pollenkorn. — Fig. 4. E. S. M. Z. — Fig. 5. Makrosporen-Tetrade. Reste der degenerierenden Nucellus-Epidermis. — Fig. 6. Reifer E. S. — Fig. 7. Stadium der eingetretenen Befruchtung.

es sich hier offenbar um Löcher in den Exinen, durch welche der Protoplast des Pollenkornes mit dem umgebenden Periplasmodium in Berührung treten kann. Die außerordentliche Dicke der Exine würde einer Zuleitung von Nährstoffen aus dem Periplasmodium durch Diffusion ohne Zweifel großen Widerstand entgegensetzen, und es ist anzunehmen, daß hier in gleicher Weise, wie ich es bei Scabiosa atropurpurea beobachtet habe, das Periplasmodium einen Pfropf durch das Loch in der Exine treibt, wodurch sich dann der Protoplast des Pollenkornes und das Periplasmodium dicht aneinander legen. Das Stadium des zweikernigen Pollenkornes ist dadurch von dem einkernigen unterschieden, daß das Pollenkorn wesentlich an Größe zugenommen hat, wodurch eine Dehnung der Exine erfolgte, was daran zu erkennen ist, daß die Stäbchen viel weiter auseinander liegen. Bald darauf setzt die Teilung der Antheridium-Mutterzelle ein, von der mir eine größere Anzahl von Stadien vorlagen, so daß ich auch hier wieder die Haploidzahl 8 feststellen konnte (Fig. 2). Im dreikernigen Pollenkorn (Fig. 3) liegen die beiden generativen Kerne frei und zeigen ein deutliches Kernkörperchen. Auch hier läßt sich noch feststellen, daß in der Exine die Austrittsstellen für den Pollenschlauch ausgespart sind.

Als erstes Bild zur Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration bringe ich das einzellige Archespor in seiner unitegminaten, tenuinucellaten Samenanlage: die Embryosack-Mutterzelle (Fig. 4). Aus ihr entwickeln sich durch Teilung die 4 Makrosporen (Fig. 5). Aus der chalazalen Zelle, die von den anderen durch eine große Vakuole getrennt ist, entwickelt sich der Embryosack, während gleichzeitig die Nucellus-Epidermis degeneriert und vollkommen verschwindet. Durch fortgesetzte Teilungen kommt es dann zur Bildung des reifen, normalen Embryosackes, wie er in Fig. 6 dargestellt ist. Das Stadium der soeben eingetretenen Befruchtung zeigt uns Fig. 7. Man erkennt den durch die Mikropyle eingetretenen Pollenschlauch, der in die eine Synergide eingedrungen ist, wodurch diese degeneriert, während die andere Synergide vollkommen intakt bleibt. Der eine der beiden Spermakerne dringt in die Eizelle ein, indeß der andere kommaförmige Spermakern sich dem sekundären Embryosack-Kern nähert. Der sekundäre Embryosack-Kern läßt bereits die beginnende Aussonderung der Chromosomen erkennen, eine Tatsache, die z. B. auch von Ernst (1902) bei Paris quadrifolia beobachtet wurde. In seiner Fig. 114 bildet Ernst die beiden Polkerne und die Spermakerne ab, „eine Verschmelzung der Polkerne erfolgt nicht, in jedem derselben differenziert sich, hier noch vor dem Eintreffen des birnförmigen Spermakernes, ein selbständiger Chromatinfaden." Nun setzt die Bildung des Endosperms ein, das zellulär angelegt wird.

Dipsacus fullonum.

Beginnen wir mit dem jüngsten Stadium der Pollen-Mutterzelle, so fällt uns als markantes Stadium die Synapsis auf. Sie kennzeichnet sich auch hier dadurch, daß fast immer nur ein einziges Kernkörperchen vorhanden ist, welchem die Chromatinfadenschlingen sehr dicht anliegen. Das Stadium der Synapsis dauert eine relativ lange Zeit, was sich dadurch ergibt, daß es sich in Schnitten durch ganz junge Blüten fast regelmäßig findet, und zwar sehr häufig auch dann, wenn in Schnitten durch andere Antheren der gleichen Blüte schon die jungen Pollenkörner ausgebildet sind. Im Gegensatz hierzu finden sich die Stadien der allotypischen Teilungen relativ selten, woraus man wiederum den Schluß ziehen kann, daß diese Stadien schnell verlaufen. Das Stadium der Synapsis ist für die Pollen-Mutterzelle auch deswegen bemerkenswert, weil während dieses Stadiums sich der Kern auf Kosten des Zytoplasmas wesentlich vergrößert. Das Protoplasma der Pollen-Mutterzelle ist während der Synapsis ziemlich dicht und vollkommen gleichmäßig. Es enthält keine Vakuolen und zeigt auch kein wabiges Gewebe. Auf die einzelnen Stadien der Synapsis einzugehen, liegt nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, so daß ich mich nunmehr zu dem nächsten wichtigen Stadium, der Diakinese, wenden kann (Fig. 8 u. 9). Die frühen Stadien der Diakinese zeigen uns die einzelnen Chromosomen der Eltern zu Paaren geordnet; und zwar sind die Chromosomen dann relativ lang und meistens nur

an einem Ende miteinander verklebt, während die anderen Enden der Gemini auseinanderspreizen, wodurch V-förmige Figuren entstehen. Gelegentlich zeigen die beiden Chromosomen auch die Tendenz, sich mehr oder weniger umeinander zu drehen, in anderen Fällen sind beide Enden der Chromosomen miteinander verklebt.

In diesem Stadium läßt sich die Chromosomenzahl bereits sehr deutlich feststellen; es zeigt sich, daß Dipsacus fullonum die Haploidzahl 8 besitzt. Bei weiterem Fortschreiten der Diakinese läßt sich nun feststellen, daß die Chromosomen sich wesentlich verkürzen und dabei dicker werden. Sie nehmen jetzt eine ganz intensive Färbung an und lassen ihre paarige Zusammensetzung deutlich erkennen. Dieses Stadium ist für die Zählung der Chromosomen am geeignetsten.

Die nächsten Bilder, denen wir begegnen, zeigen uns zwar noch die Gemini der Diakinese, aber im Zytoplasma sind wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. Es hat sich nämlich die multipolare Spindelanlage für die Reduktionsteilung differenziert. Abb. 10 zeigt auf dem Schnitt 6 Spindelpole — selbstverständlich hat sich auch noch eine große Anzahl von Spindelpolen an anderen Stellen des Kugelkörpers der Pollen-Mutterzelle entwickelt. Wir sehen auf dem Schnitt, daß das Protoplasma innerhalb der Spindelpole fädig differenziert ist und daß eine Anzahl von einzelnen Fäden sogar die Kernhöhle durchsetzt, und daß manche dieser Fäden sich dort an die Chromosomen angeheftet haben. Das zwischen der multipolaren Spindelanlage und der Wandung der Pollen-Mutterzelle gelegene Zytoplasma zeigt einen wabigen Bau und steht so im scharfen Gegensatz zu der fädigen Struktur der Spindelanlage.

Als nächstes Stadium gebe ich eine Kernplatte der Reduktionsteilung (Fig. 11) wieder, welche das Auseinanderweichen der Gemini zeigt. Bei weiterem Auseinanderweichen der Chromosomen zeigen diese häufig eine dreieckige Form, indem die Basis des Dreiecks der Aequatorialebene zugewendet ist. Diese eigenartige Form des Chromosoms ist dadurch zu erklären, daß die in der Prophase der heterotypischen Teilung vor Beginn der Synapsis angelegte Längsspaltung der Chromosomen hier wieder zum Vorschein kommt und die Chromosomen infolgedessen V-förmige Gestalt annehmen. Die beiden V-förmigen Schenkel zeigen die durch die Teilung gebildeten Längshälften der Chromosomen an. Da in unserm Falle die Chromosomen der Reduktionsteilung sehr kurz und dick sind, tritt die Spaltung der Schenkel nicht besonders deutlich hervor.

Nachdem die Chromosomen an die Pole gelangt sind, bilden sie zwei Tochterkerne (Fig. 12), ohne daß es jedoch zu einem Ruhestadium kommt; es bleiben vielmehr die Chromosomen erhalten und es wird auch kein Nukleolus gebildet. Die Chromosomen lassen sich in diesem Stadium — Interkinese — leicht zählen und man kann wieder mit völliger Klarheit die Chromosomenzahl 8 ermitteln.

Es schließt sich nunmehr die homöotypische Teilung an, bei der die längsgespaltenen Chromosomen wieder auf je 2 Tochterkerne verteilt werden, so daß wir nunmehr das Stadium der vierkernigen Pollen-Mutterzelle vor uns haben (Fig. 13). Die Spindeln zwischen den Tochterkernen lösen sich sehr schnell auf.

Die Teilung der Pollen-Mutterzelle in die 4 Tochterzellen geht gleichzeitig vor sich, und zwar nach dem Furchungsschema (Fig. 14). Bemerkenswert ist, daß die jungen Pollenkörner, wenn sie noch von der verschleimenden Membran der Pollen-Mutterzelle umgeben sind, die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide zeigen, bei der die Ecken ausgefräst erscheinen und also schon die Anlage für die künftigen Austrittstellen des Pollenschlauches erkennen lassen (Fig. 15). In unseren Schnitten sehen wir nur 3 solcher Oeffnungen angelegt, es ist aber klar, daß es in Wirklichkeit 4 solcher Austrittsstellen sein müssen, da es sich ja um Tetraeder handelt.

Die jungen Pollenkörner nehmen jetzt rasch an Größe zu, während sich die Zellwand der Pollen-Mutterzelle vollständig auflöst. Mit der Größenzunahme der jungen Pollenkörner ist einerseits eine Abrundung verbunden, bei der die Austrittsstellen für den Pollenschlauch als Einbuchtung erkennbar bleiben, andererseits beginnt jetzt die Ausbildung der Exine. Gleichzeitig lockern sich, worauf wir noch zurückkommen werden, die Tapetenzellen, um das Periplasmodium zu bilden. Sowie die Tapetenzellen zwischen die einzelnen Pollenkörner eingewandert sind, tritt eine außerordent-

liche Vergrößerung der Pollen durch Bildung einer großen zentralen Vakuole ein (Fig. 16). Diese Vakuole ermöglicht eine außerordentlich schnelle Größenzunahme des Pollenkornes, und nunmehr zeigt das einkernige Pollenkorn nur noch eine ganz dünne Zytoplasmaschicht um die Vakuole herum, die nur an der Stelle, wo der Kern liegt, eine etwas größere Dichtigkeit zeigt, da das Zytoplasma hier den Kern umgibt. Da die dünne Zytoplasmaschicht nur sehr wenig Farbstoff aufnimmt, sehen solche Pollenkörner häufig ganz leer aus und zeigen den Kern entweder an der Seite liegend von etwas Zytoplasma umgeben, oder aber der Kern erscheint mit einer geringen Zytoplasmaschicht freiliegend in der Mitte des Pollenkornes. Tatsächlich handelt es sich jedoch um eine die zentrale Vakuole einschließende Zytoplasmaschale, in welcher sich der Kern mit seiner Zytoplasmaschicht durch intensivere Färbung abhebt.

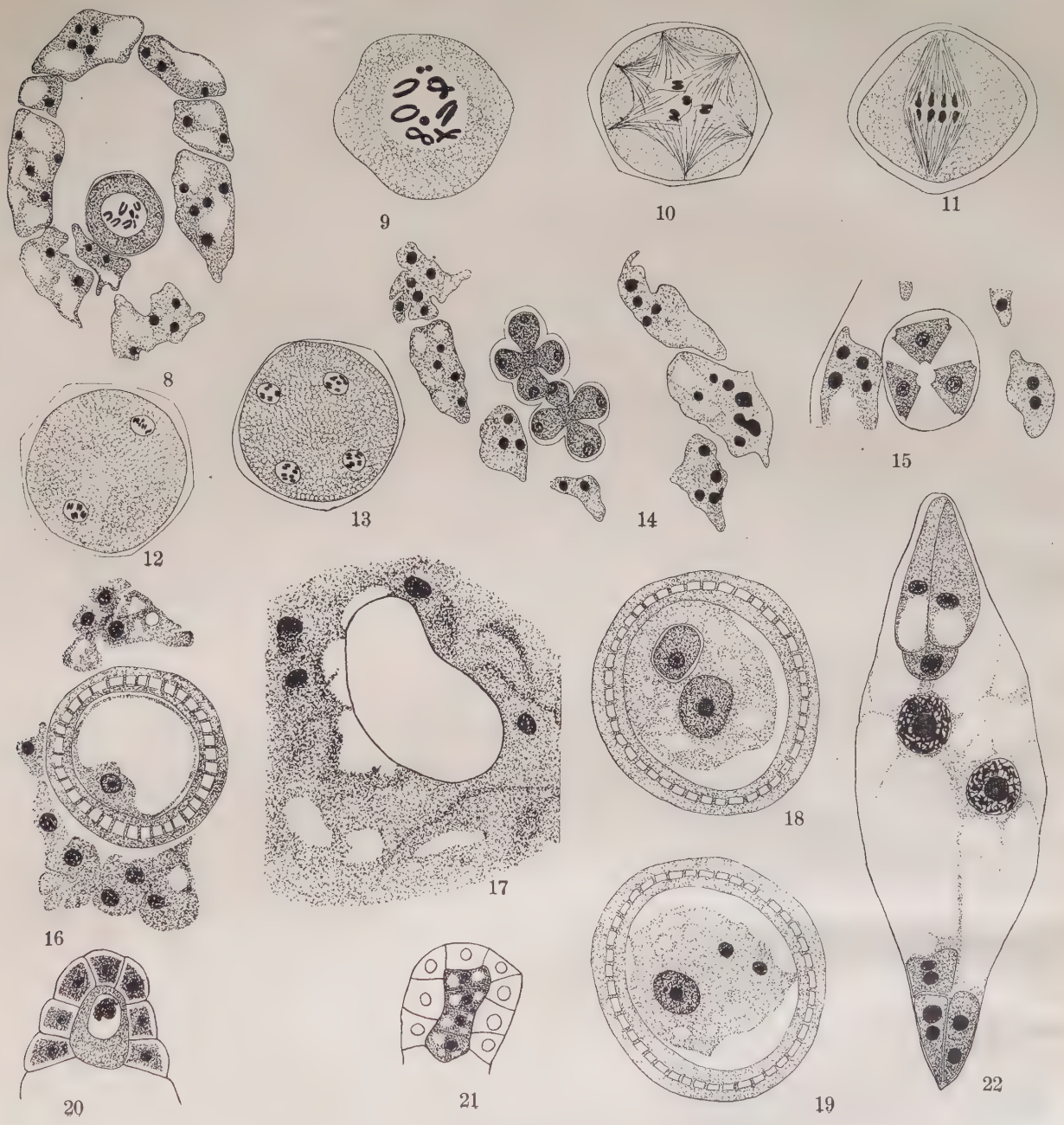
Noch während des Vakuolenstadiums kommt es zu einer Teilung des primären Pollenkernes, wodurch die Antheridium-Mutterzelle als eine uhrglasförmige Zelle an der Peripherie abgegrenzt wird. In kurzer Zeit kommt es dann durch Aufnahme von Nährmaterial aus dem Periplasmodium zu einer Füllung des Pollenkornes mit Protoplasma, in welchem dann nur noch kleine Vakuolen eine Zeit lang zu erkennen sind (Fig. 18). Gleichzeitig wandert die Antheridium-Mutterzelle in das Zytoplasma des Pollenkornes ein, so daß sie nunmehr von allen Seiten vom Zytoplasma des Pollens umgeben ist.

Während dieser Zeit tritt auch eine eigenartige Differenzierung der Exine des Pollenkornes auf, indem sich eine besondere mittlere Schicht derselben als helle Zone deutlich erkennen läßt und eine Stäbchenstruktur annimmt.

Bei weiter fortschreitender Entwicklung des Pollenkornes wird das Zytoplasma desselben immer dichter und nimmt bei der Färbung mit Eisenhaematoxyllin soviel Farbstoff auf, daß eine Differenzierung des Polleninhaltes sehr erschwert wird oder überhaupt nicht möglich ist. Es ist nur mit Hilfe der Safranin-Anilinblau-Färbung möglich, die weiteren Vorgänge im Pollenkorn zu verfolgen. Diese Färbung hat den Vorzug, daß die Kerne durch Safranin intensiv rot gefärbt werden, und daß durch die Nachfärbung mit Anilinblau der rote Farbstoff aus dem Zytoplasma durch das Blau verdrängt wird. Es zeigt sich jetzt, daß der Kern der Antheridium-Mutterzelle sich geteilt hat, wodurch die beiden Spermakerne gebildet wurden, so daß jetzt alle 3 Kerne frei in dem gemeinsamen Zytoplasma liegen (Fig. 19).

Gehen wir nun über zur Beschreibung der Entwicklung der Tapetenzellen, so ist zuerst festzustellen, daß in den allerjüngsten Stadien der Synapsis die Tapetenzellen eine Schicht kubischer, einkerniger Zellen bilden. Noch während des Synapsisstadiums erfolgt eine Teilung des Kernes, so daß die Tapetenzellen zweikernig werden. Durch gleichzeitige Teilungen der Kerne während der allotypischen Teilung der Pollen-Mutterzelle erfolgt eine Vermehrung der Kerne, so daß schließlich im Stadium der Tetradenbildung 8 Kerne in jeder Tapetenzelle enthalten sind (Fig. 14). Meistens liegen alle Kerne im Zentrum der Tapetenzelle, während sich seitlich größere Vakuolen bilden. Noch vor der Entwicklung der zentralen Vakuole im Pollenkorn lockert sich der Verband der Tapetenzellen. Gleichzeitig nehmen sowohl die Tapetenzellen als auch ihre Kerne erheblich an Größe zu, das Zytoplasma wird gleichmäßiger und die Vakuolen verschwinden. Durch diese Vergrößerung halten die Tapetenzellen Schritt mit dem Wachstum der Antheren, so daß sie also ständig das Pollenfach auskleiden. Sowie nun das Vakuolenstadium der Pollenkörner einsetzt, beginnt die Wanderung der Tapetenzellen in das Innere des Antherenfaches, und nach kurzer Zeit sind die Pollenkörner ganz von den Tapetenzellen umschlossen (Fig. 16). Eine Zeit lang lassen sich die Zellgrenzen der einzelnen Tapetenzellen noch erkennen, dann verschmelzen jedoch die Tapetenzellen zu einem gemeinschaftlichen Periplasmodium, in dem nur noch die Reste der Kerne zu erkennen sind (Fig. 17). Sowie sich dann die Pollenkörner vollkommen mit Zytoplasma gefüllt haben, nachdem also die zentrale Vakuole verschwunden ist, und das Pollenkorn eine Antheridium-Mutterzelle ausgebildet hat, setzt die Degeneration des Periplasmodiums ein, was sich zuerst an dem Verschwinden der zyto-

plasmatischen Bestandteile erkennen läßt, während die Kerne des Periplasmodiums unregelmäßige Formen annehmen und kein Differenzieren ihrer Bestandteile mehr zulassen. Schließlich verschwinden auch die Kerne vollständig, nachdem sie sich vorher in einzelne Fetzen aufgelöst haben.



Dipsacus fullonum.

Vergr.: Fig. 8, 14—19 500 : 1; Fig. 9—13 1000 : 1; Fig. 20, 21 und 22 500 : 1.

Fig. 8. P. M. Z. Diakinese. Tapetenzellen mehrkernig. — Fig. 9. P. M. Z. Diakinese. — Fig. 10. P. M. Z. Multipolare Spindelanlage der heterotypischen Teilung. — Fig. 11. P. M. Z. Spindel der Reduktionsteilung. — Fig. 12. P. M. Z. Interkinese. — Fig. 13. P. M. Z. Tetradenkerne. — Fig. 14. P. M. Z. Furchungsteilung im Dyadenstadium. Beginn der Peripl.-Bildung. — Fig. 15. Pollentetraden. — Fig. 16. Einkerniges älteres Pollenkorn im Vakuolenstadium mit Periplasmodium. — Fig. 17. Perisplasmodium fertig ausgebildet mit einkernigem Pollenkorn. — Fig. 18. Pollen mit vegetativem Kern und Antheridium-Mutterzelle. — Fig. 19. Dreikerniges reifes Pollenkorn. — Fig. 20. E. S. M. Z. mit Nucellus-Epidermis. — Fig. 21. 4 Makrosporen mit Nucellus-Epidermis. — Fig. 22. Fast reifer E. S. mit drei zweikernigen Antipoden.

Zwischen der Entwicklung der dreikernigen Pollenkörner und der Periplasmodiumbildung scheinen insofern Abhängigkeiten zu bestehen, als die Pollenkörner sich durch die Ausbildung der zentralen Vakuole sehr schnell vergrößern und nach Erlangung ihrer definitiven Größe eine besonders starke Exine ausbilden können, während sie andererseits durch die tüpfelartigen Austrittsstellen für den Pollenschlauch in der Lage sind, aus dem Periplasmodium sich in kurzer Zeit die Aufbaustoffe für das bisher fehlende Zytoplasma besorgen zu können. Obwohl die Vorgänge der Periplasmodiumbildung einerseits und die Entwicklung vom einkernigen Pollenkorn zum dreikernigen andererseits in relativ kurzer Zeit verlaufen, läßt sich doch jedesmal feststellen, daß bestimmten Entwicklungszuständen des Periplasmodiums ein bestimmter Entwicklungsgrad beim Pollenkorn entspricht. Es ist ferner eine bekannte Tatsache, daß die Tapetenzellen bei den Pflanzengattungen, bei denen es nicht zu einer Periplasmodiumbildung kommt, fast immer auf dem zweikernigen Stadium stehenbleiben.

Das Stadium der Embryosackmutterzelle finden wir in den Blüten, deren Antheren einkernige Pollen im Vakuolenstadium enthalten. Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinuzellat, das Archespor ist stets einzellig (Fig. 20). Die Embryosack-Mutterzelle bildet eine Reihe von 4 Makrosporen, von denen sich die chalazale zum Embryosack weiterentwickelt (Fig. 21). Die Entwicklung bis zum achtkernigen Embryosack zeigt keine Abweichung von der normalen Entwicklung der anderen Dipsacaceen. Schon während der Degeneration der 3 mikropylar gelegenen Makrosporen findet die Auflösung der Nucellus-Epidermis statt, und der junge Embryosack hat nun Gelegenheit, sich in der Höhlung des Integumentes entsprechend auszudehnen. So wie er den Eiapparat ausgebildet hat, dringt die Spitze des Embryosackes in die Mikropyle hinein, während die Mitte des Embryosackes durch das Tapetum des Integumentes gleichzeitig gestützt und ohne Zweifel auch ernährt wird. Bemerkenswert ist, daß bereits vor der Vereinigung der beiden Polkerne die 3 Antipoden zweikernig geworden sind und es besteht kein Zweifel, daß diese Zweikernigkeit auf eine stattgefundene Mitose zurückzuführen ist (Fig. 22).

Es gelang mir, bei der Entwicklung der Samenanlagen einen sehr bemerkenswerten Fall festzustellen, nämlich das Vorkommen von 2 Samenanlagen in einem Fruchtknoten (Mikrophotographie Nr. 1). Die beiden Samenanlagen liegen nebeneinander und sind durch eine Scheidewand zum größten Teil von einander getrennt. Beide Samenanlagen befinden sich im Stadium der Embryosack-Mutterzelle; auf der Mikrophotographie konnte nur eine Embryosack-Mutterzelle wiedergegeben werden. Es handelt sich hier um eine Rückschlagerscheinung, da der Fruchtknoten der Dipsacaceen aus 2 Karpellen besteht, die aber gewöhnlich nur einen einfächerigen, unterständigen Fruchtknoten bilden. Dabei ist von Interesse, daß auch die Compositen, die Schürhoff an die Dipsacaceen anschließen möchte, ebenfalls einen einfächerigen auf 2 Karpellen bestehenden Fruchtknoten besitzen, während die Valerianaceen einen aus 3 Karpellen bestehenden Fruchtknoten haben, wie er sich auch bei anderen Rubialen, z. B. den Caprifoliaceen findet. Daß es sich bei den aus 2 Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten um eine Reduktionserscheinung, abgeleitet von dem aus 3 Fruchtblättern bestehenden Fruchtknoten handelt, ergibt sich z. B. daraus, daß, wie Howe (1926) unter den Compositen bei Grindelia squarrosa festgestellt hat, in 2 Blütenköpfchen jeder Fruchtknoten 2 oder 3 Höhlungen besaß mit je einer Samenanlage. Afzelius (1924) fand bei Senecio disciflorus gleichfalls gelegentlich 2 Höhlungen mit

Mikrophoto Nr. 1

Dipsacus fullonum.
Zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten.

je einer Samenanlage. Howe erwähnt ferner ähnliche nicht veröffentlichte Befunde von Anderson, welcher fand, daß 3 Höhlungen vorhanden waren, wenn 3 Narben vorhanden waren; stets jedoch waren nur 2 Samenanlagen zu finden.

Alle diese Angaben sprechen dafür, daß die ursprünglichen Compositen 3 Fruchtblätter mit je einer Samenanlage gehabt haben, die bald auf 2 mit zwei Samenanlagen und dann endlich auf 2 Fruchtblätter mit einer Samenanlage reduziert wurden. Einen ganz entsprechenden Reduktionsvorgang finden wir bekanntlich bei den Glumifloren, wo die Cyperaceae noch 3 oder 2 Fruchtblätter besitzen und dementsprechend 3 oder 2 Narben, während die Gramineen nur noch ein Fruchtblatt haben, wobei jedoch die beiden Narben als Ueberbleibsel von 2 Fruchtblättern aufzufassen sind.

Dipsacus laciniatus.

Da sich unter meinen Präparaten nur ältere Stadien aus der männlichen Haploidgeneration vorfanden, bringe ich als erstes Bild ein einkerniges Pollenkorn im Vakuolenstadium (Fig. 23). Entsprechend seiner beinahe vollendeten Entwicklungsstufe hat dasselbe nahezu seine definitive Größe erreicht. Auch die Exine ist schon vollkommen entwickelt; wir sehen eine granulierte Außen- und Innenschicht, die zwischen sich eine Stäbchenschicht einschließen. In der Mitte des Pollenkornes liegt eine dasselbe vollkommen ausfüllende Vakuole, die von einer ganz dünnen Plasmahülle umgeben ist. Nur die Gegend des Kernes zeigt eine stärkere Plasmaanhäufung. Die Tapetenzellen sind in diesem Stadium schon aus ihrem Verbande gelöst, haben auch ihre Membran bereits verloren, sind jedoch noch nicht zu einem einheitlichen Periplasmodium zusammengetreten. Auffallend ist die geringe Anzahl der Kerne in den einzelnen Zellgruppen der Tapetenzellen. Durch Teilung des vegetativen Kernes entsteht das zweikernige Pollenkorn. Es ist jetzt vollkommen mit einem schaumigen Protoplasma gefüllt. Die Tapetenzellen sind nun zu einem geschlossenen Periplasmodium zusammengetreten, an welchem die Zellgrenzen noch deutlich erhalten sind. Infolge der Größe der Tapetenzellen sieht man von den relativ kleinen Kernen gewöhnlich nur einen im Schnittpräparat. Das nächste Bild (Fig. 24) zeigt das Periplasmodium auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung, doch sind auch hier die Zellgrenzen noch deutlich zu erkennen. Im Inneren des mit Protoplasma vollgefüllten Pollenkornes liegt der vegetative Kern, daneben die wesentlich kleinere Antheridiummutterzelle. Im Stadium des reifen dreikernigen Pollenkornes ist das Periplasmodium degeneriert und nicht mehr zu sehen. Das Pollenkorn zeigt den vegetativen Kern mit seinem großen Nukleolus, in dem dichten Plasma liegen dann noch die durch Teilung der Antheridiummutterzelle entstandenen beiden Spermakerne. Ein älteres Stadium des dreikernigen Pollenkornes sehen wir in Fig. 25. Der vegetative Kern zeigt eine ganz unregelmäßige Form, und durch weitgehende Abschnürung ist es bis zur Fragmentation gekommen.

Die junge Samenanlage der weiblichen Haploidgeneration zeigt in Fig. 26 ein mehrzelliges Archespor, das von dem Integument eingeschlossen ist. Auf dem Schnitt sind vier Embryosackmutterzellen getroffen, die an dem Synapsisstadium als solche erkennbar sind, und von der Nuzellusepidermis umschlossen werden. Es ist dies das einzige Mal, daß ich bei den von mir untersuchten Dipsacaceen ein mehrzelliges Archespor fand. Die Weiterentwicklung geht nun derart vor sich, daß von den vielen Embryosackmutterzellen nur eine sich zum normalen Embryosack ausbildet, während die übrigen sich noch bis zu einem gewissen Stadium weiter entwickeln, um dann von dem immer größer werdenden Embryosack verdrängt zu werden. Dieser entwickelt sich nach dem bekannten Schema bis zum reifen Embryosack, der in Fig. 27 zur Abbildung kommt. Die Polkerne sind bereits zum sekundären Embryosackkern verschmolzen, über ihm liegt der Eiapparat, an der Basis die drei einkernigen ziemlich großen Antipoden. Durch Befruchtung des reifen Embryosackes entwickelt sich dann der Embryo (Fig. 28a). Dieser ist durch viele Zellteilungen schon herangewachsen und ragt an dem Suspensor hängend in das zelluläre Endosperm hinein. Neben dem Suspensor,

dessen oberste Zellen schon in Degeneration begriffen sind, liegen rechts Ueberreste des Pollenschlauchinhaltes. Besonders hervorzuheben ist die stark gefärbte innere Wandung des Tapetums, die anscheinend kutinisiert ist und zum Schutze des Embryos dient. In der schnabelförmigen Verlängerung des Embryosackes liegen übereinander die drei einkernigen Antipoden, die selbst auf diesem vorgeschrittenen Stadium noch deutlich zu erkennen sind (Fig. 28b).

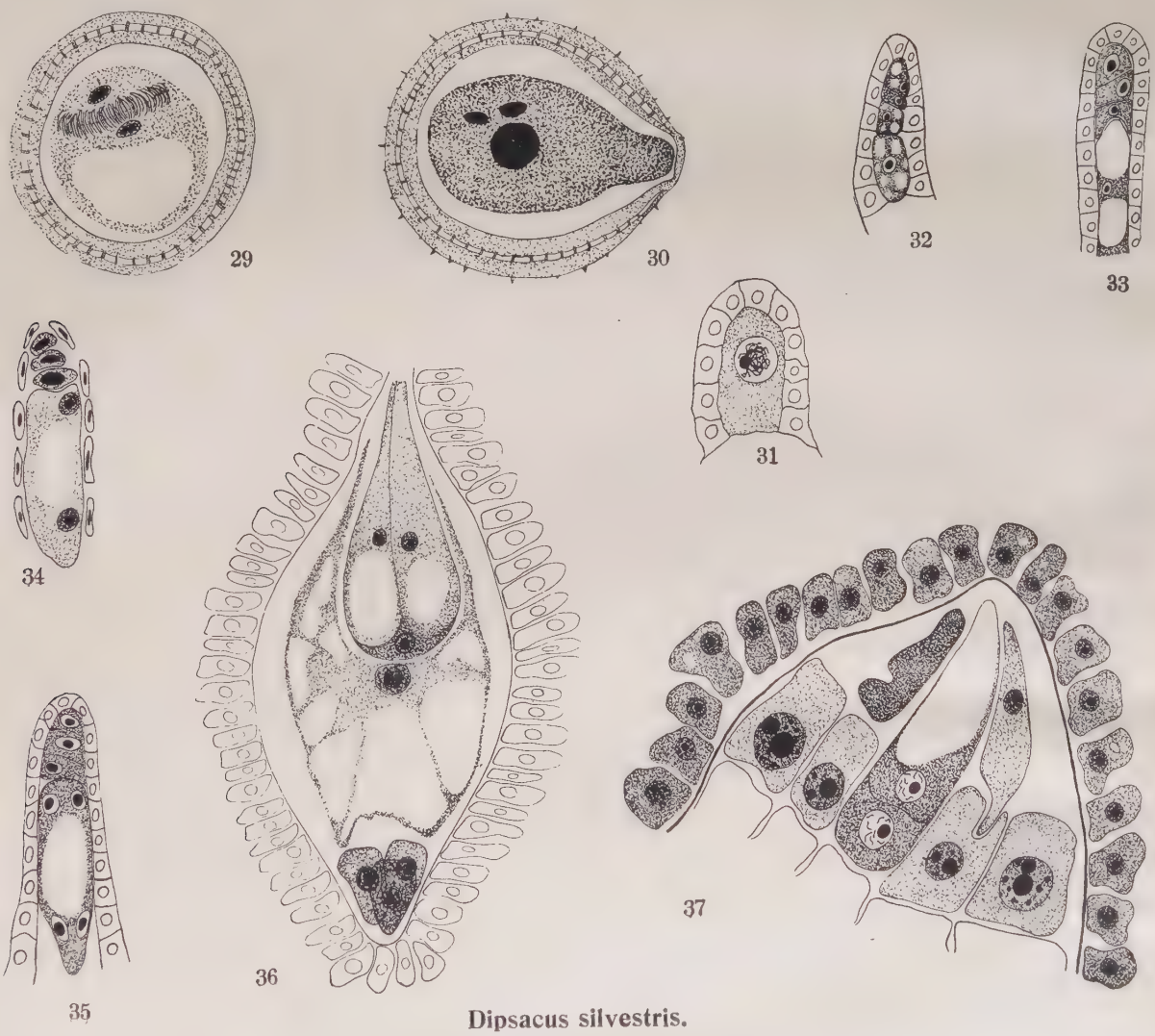
Dipsacus laciniatus.

Vergr.: Fig. 23—27 500 : 1; Fig. 28 a u. b 250 : 1.

Fig. 23. Einkerniges Pollenkorn im Vakuolenstadium. Periplasmodiumbildung. — Fig. 24. Pollenkorn mit vegetativem Kern u. Antheridium-M. Z. Höhepunkt der Periplasmodiumentwicklung. Zellgrenzen erhalten. — Fig. 25. Dreikerniges Pollenkorn. — Fig. 26. Mehrzelliges Archespor. — Fig. 27. Reifer E. S. Antipoden einkernig. — Fig. 28 a. Embryo vom zellulären Endosperm umgeben. Rechts neben dem Suspensor Reste des Pollenschlauchinhaltes. Kräftige Ausbildung der Innenwandung des Tapetums. Verkorkung (?). — Fig. 28 b. Unterer Teil des in Fig. 28 a abgebildeten Embryosackes. Drei einkernige Antipoden noch deutlich zu erkennen.

Dipsacus silvestris.

Männliche Haploidgeneration: Bei Dipsacus silvestris konnte ich in meinen Präparaten die Teilung des primären Pollenkernes und die Bildung der Antheridium-Mutterzelle klar verfolgen. Im einkernigen Pollenkorn, dessen Exine wie bei allen von mir untersuchten Dipsacaceen aus 2 granulierten Schichten besteht, die in sich eine Stäbchenschicht einschließen, bildet das Zytoplasma einen dünnen Wandbelag, der nur an einer Stelle dicker ist, nämlich dort, wo sich der Kern befindet. Man erhält infolgedessen häufig Bilder, die nur den Kern zeigen, der von einer Plasmaschicht umgeben ist, während der übrige Teil des Pollenkornes leer zu sein scheint. Im Kerne sondern sich die 8 V-förmigen Chromosomen aus; dann bildet sich die Spindel, wobei sich die Kernwand auflöst. In der Anaphase zeigt sich diese Spindel ebenfalls nur von wenig Plasma umgeben. Im Stadium der Telophase rücken die Tochterkerne näher zusammen; man erkennt in ihnen noch die Chromosomenschleifen, während sich gleichzeitig der Phragmoplast zentrifugal ausdehnt und sich an die Zellwand



Dipsacus silvestris.

Vergr.: Fig. 29—36 500 : 1; Fig. 37 250 : 1.

Fig. 29. Telophase. — Fig. 30. Dreikerniges Pollenkorn. — Fig. 31. E. S. M. Z. — Fig. 32. 4 Makrosporen. Fig. 33. Einkerniger E. S. — Fig. 34. Zweikerniger E. S.-Degenerierende Nucellus-Epidermis. — Fig. 35. Vierkerniger E. S. Die drei darüber liegenden Makrosporen sind noch erhalten. — Fig. 36. Reifer E. S. — Fig. 37. Embryo zweizellig.

anlegt (Fig. 29). Die Teilungsfigur ist jetzt ganz dicht an die Wand des Pollenkornes gerückt und im nächstfolgenden Stadium läßt sich bereits erkennen, daß die Wand vollständig gebildet ist und die uhrglasförmige Antheridium-Mutterzelle abgegrenzt hat. Die Kerne haben sich noch mehr genähert, der Phragmoplast ist geschwunden. Später trennt sich die generative Zelle von der Pollenwandung ab, nachdem inzwischen das Pollenkorn sich mehr und mehr mit Zytoplasma gefüllt hat. Schließlich wandert die Antheridium-Mutterzelle in das Zytoplasma des Pollenkornes ein, während sich dieses immer mehr verdichtet, was sich durch die zunehmende Färbbarkeit zu erkennen gibt. Dann setzt die Teilung der Antheridium-Mutterzelle ein und es bilden sich zwei generative Zellen, die sich voneinander loslösen. Es hat manchmal den Anschein, als ob 2 generative Z e l l e n erhalten blieben; in späteren Stadien lassen sich jedoch nur 2 homogene Kerne erkennen, ohne Abgrenzung von Zellplasma, so daß anzunehmen ist, daß sich die generativen Kerne frei im Zytoplasma des Pollenkornes befinden (Fig. 30).

Weibliche Haploidgeneration: Als erstes wichtiges Stadium zeige ich die typische unitegminate tenuinucellate Samenanlage (Fig. 31), dessen einzelliges Archespor allseitig von der Nucellus-Epidermis umgeben ist. Der Kern der Embryosack-Mutterzelle zeigt das Synapsis-Stadium, kenntlich an dem relativ großen Kernkörperchen und dem lockeren Fadenknäuel. Aus den nun folgenden allotypischen Teilungen gehen die Makrosporen-Tetraden hervor (Fig. 32), von denen die chalazale sowohl durch ihre auffallende Größe als auch durch ihren Reichtum an Vakuolen ihre Tendenz, sich zum Embryosack zu entwickeln, bekundet. Der aus ihr entwickelte, einkernige Embryosack ist in Fig. 33 abgebildet. Er läßt in seiner Mitte einen Kern erkennen, an den sich nach oben und unten als Zeichen seiner Wachstumstendenz je eine große Vakuole anschließt, während über dem Embryosack selbst die 3 allmählich degenerierenden, mikropylar gelegenen Makrosporen zu erkennen sind. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird durch Kernteilung der zweikernige Embryosack gebildet (Fig. 34), kenntlich an der in der Mitte liegenden großen Vakuole und den den Polen des Embryosackes zustrebenden beiden fast gleich großen Kernen. Die 3 Makrosporen liegen nunmehr ziemlich aneinander gedrängt und zeigen durch ihre tief schwarz gefärbten Kerne den allmählichen Zerfall an. Der Embryosack und die darüber liegenden Makrosporen sind in unserer Abbildung noch von platt gedrückten, also auch in Degeneration befindlichen, aus ihrem Verband gelockerten Nucellus-Epidermiszellen umgeben. Es folgt nun das Stadium des vierkernigen Embryosackes mit seinen paarweise an den Polen gelegenen Kernen und seiner im Zentrum befindlichen Vakuole (Fig. 35). Ueber dem Embryosack liegen hier noch deutlich erkennbar die 3 Makrosporen; das Ganze ist von der Nucellus-Epidermis, einer regelmäßigen, einreihigen Zellschicht, umgeben. Hieraus geht hervor, daß die Degeneration der 3 mikropylar gelegenen Makrosporen sowie der Nucellus-Epidermis nicht an ein ganz bestimmtes Stadium der Embryosackentwicklung gebunden ist. Das nun folgende Stadium zeigt den reifen Embryosack (Fig. 36), kenntlich an seinem von der Mikropyle bis zur Mitte reichenden Eiapparat, dem darunter liegenden sekundären Embryosackkern und den drei großen einkernigen, anscheinend hintereinander liegenden, umgekehrt pyramidenförmigen Antipoden. Der ganze Embryosack ist von zahlreichen Vakuolen durchsetzt, während in den in der Mitte des Embryosackes zusammenlaufenden Cytoplasmasträngen der sekundäre Embryosackkern liegt. Der ganze Embryosack ist von einer einreihigen, gleichmäßigen Schicht langgestreckter Zellen umgehen. Dieses Tapetum findet sich ganz regelmäßig bei allen Dipsacaceen, wie dies auch H e g e l m a i e r (1889) in seiner Arbeit: „Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung" für Compositen und Dipsacus angegeben hat. Durch Befruchtung der Eizelle und Verschmelzung des sekundären Embryosackkernes mit je einem Spermakern entwickelt sich der Embryo und das zelluläre Endosperm. Hier ist der Embryo noch einzellig, während ein fortgeschritteneres Stadium mit zweizelligem Embryo in Fig. 37 dargestellt ist. Neben ihm links liegt eine kernlose degenerierte Synergide, während rechts die zweite noch kernhaltige Synergide sichtbar ist. Bei beiden Synergiden ist die Vakuole verschwunden, wodurch ihr kollabierter Zustand zu erklären ist. Hier möchte ich noch auf eine besondere Bildung

aufmerksam machen, die ich bei fast allen von mir untersuchten Dipsacaceen gefunden habe, die aber bis Dipsacus silvestris besonders deutlich hervortritt. Die an den Embryosack angrenzende Wand des Tapetums ist mit einer kräftigen Kutikula versehen, welche auch noch zwischen die Tapetenzellen Kutikularzapfen hineinstreckt. Da diese Bildung erst nach der Befruchtung, also gleichzeitig mit dem Entstehen des Embryos auftritt, so ist sie zweifellos als ein Schutzorgan für diesen aufzufassen.

Knautia arvensis.

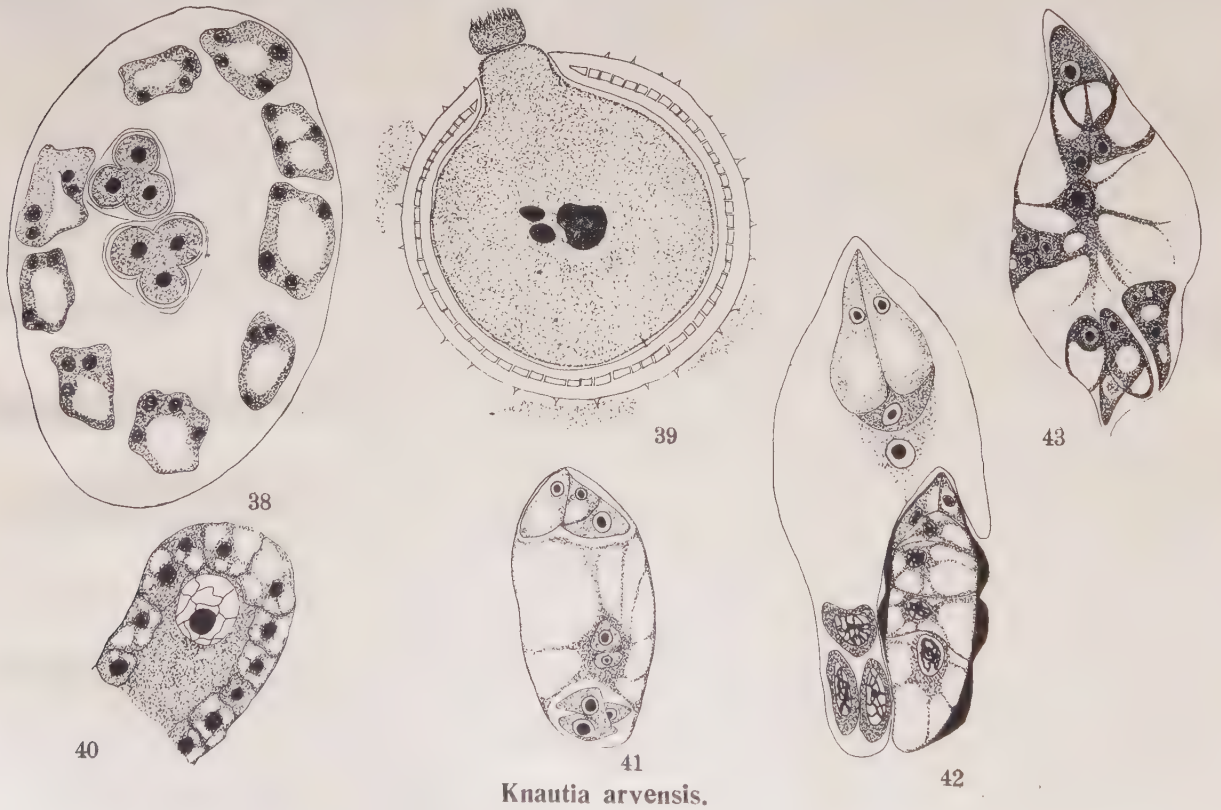
Die Entwicklung der männlichen Haploidgeneration geht den normalen Weg über das Stadium der Synapsis, der Diakinese und der allotypischen Teilungen bis zur Bildung der jungen Pollen, die nach dem Furchungsschema vor sich geht (Fig. 38). Die durch diesen Vorgang frei gewordenen Tochterzellen stellen rundlich-ovale Gebilde dar, mit dichtem Protoplasma, in dessen Mitte ein auffallend großer Kern liegt. Umgeben werden sie von der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle, in der sie wie in einer Platte eingebettet liegen; gewöhnlich hängen zwei solcher Platten, wieder mit einer feinen Membran umgeben, zusammen. Durch Auflösung dieser Membran werden die Tochterzellen frei, um sich nun sehr rasch zum einkernigen Pollenkorn umzubilden. Dies geschieht durch eine schnell fortschreitende Größenzunahme und Bildung einer kräftigen Exine, die an ihrer Außenseite schon die Anlage von Stacheln und Höckern erkennen läßt. Im Innern liegt ein dichtes Protoplasma mit einem ein deutliches Kernkörperchen zeigenden Kern. Durch Bildung einer großen zentralen Vakuole erreicht das einkernige Pollenkorn seine definitive Größe; es zeigt eine dünne Zytoplasmaschicht, die der Pollenwand innen dicht anliegt und in sich die Vakuole einschließt. An der Stelle, wo der Kern liegt, ist das Protoplasma dichter und auch intensiver gefärbt. In diesem Stadium hat die Exine sich in drei Schichten differenziert, eine innere Stäbchen- und je eine diese einschließende granulierte Schicht. Nach außen ist es zur vollkommenen Ausbildung der schon oben erwähnten Höcker und Stacheln gekommen.

Während des Vakuolenstadiums bildet sich durch Teilung des primären Pollenkernes die Antheridiummutterzelle, die als längliches Gebilde an der Peripherie zu sehen ist. Im Laufe der Entwicklung füllt sich das Pollenkorn vollkommen mit Zytoplasma, in dessen Mitte der außerordentlich große vegetative, und der wesentlich kleinere generative Kern liegt. Durch Teilung der Antheridiummutterzelle entstehen die beiden Spermakerne, spindelförmige Gebilde, in deren Mitte deutlich ein Kernkörperchen zu sehen ist. In dieser Phase — es ist das Stadium des reifen, kurz vor der Auskeimung stehenden Pollenkornes — ist der vegetative Kern zu einer außerordentlichen Größe entwickelt, der durch reichliche Farbstoffaufnahme gar keine Differenzierung mehr erkennen läßt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird das Plasma des Pollenkornes immer dichter, bläht dieses zu einer prallgefüllten Kugel auf und treibt die in den drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch sitzenden Pfröpfe heraus (Fig. 39). Gleichzeitig zeigt der vegetative Kern Degenerationserscheinungen in Form von Ausbuchtungen und Abschnürungen, die sogar zu Fragmentationen führen können. Die beiden Spermakerne sind in diesem Stadium zu rundlichen Gebilden geworden, die infolge reichlicher Farbstoffaufnahme keine besondere Differenzierung mehr zeigen.

Hier sei noch kurz auf die Entwicklung des Periplasmodiums eingegangen. Im Furchungsstadium (Fig. 38) sehen wir, daß die ursprünglich die ganze Innenwand des Pollenfaches auskleidenden, eng aneinanderliegenden Tapetenzellen sich aus ihrem Verband gelöst haben und nach dem Innern des Pollenfaches zustreben. Diese Tapetenzellen sind größtenteils vierkernig und zeigen durch ihre auffallende, große Vakuole an, daß sie im Wachstum begriffen sind. Die Zellwände sind hier noch deutlich zu erkennen. Sie sind bis an die jungen Pollenkörner herangerückt, zeigen nur noch kleine Vakuolenreste und sind im übrigen von dichtem Plasma erfüllt. An einzelnen Stellen sind die Zellwandungen nicht mehr kontinuierlich, sondern zeigen Unterbrechungen, eine Erscheinung, die auf die bevorstehende Auflösung der Tapetenzellen als deutlich umschriebenes Gebilde hin-

weist. Auch hier kommen die Tapetenzellen, wie ich auch an anderer Stelle schon beschrieben habe, nicht über die Vierkernigkeit hinaus, und das scheinbare Auftreten von mehr Kernen ist durch das Uebereinanderliegen von zwei Tapetenzellen zu erklären. Die einkernigen Pollenkörner sind allseitig von einer gleichmäßigen Plasmaschicht umgeben, die nur noch an einzelnen Stellen durch ihre scharfe Konturierung an ihre zellige Herkunft erinnert. In diesem Plasma liegen auffallend große eiförmige Kerne mit einer deutlichen Kernstrukturzeichnung. Hiermit hat das Periplasmodium seine Ausbildung erreicht. Mit zunehmender Pollenentwicklung bildet es sich allmählich zurück, um im Stadium des reifen Pollens kaum mehr sichtbar zu sein.

Als erstes Bild der weiblichen Haploidgeneration bringe ich das einzellige Archespor, die normale unitegminate, tenuinuzellate Samenanlage (Fig. 40). Der auffallend große Zellkern zeigt eine deutliche Fadenstruktur und ein den Größenverhältnissen entsprechendes Kernkörperchen ohne besondere Differenzierung. Die Nucellus-Epidermiszellen sind alle von beträchtlicher Größe und von zahlreichen Vakuolen durchsetzt. Wie in der Embryosackmutterzelle so ist auch hier ein dichtes Plasma vorhanden. Durch die allotypischen Teilungen entstehen die vier Makrosporen, von denen die chalazale, durch ihre Größe von den anderen unterschieden, sich zum Embryosack kurz vor der Verschmelzung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern. Unterhalb der Mikropyle, und nicht in diese hineinragend, liegen die beiden Synergiden und die etwas nach rechts verschobene Eizelle. An der Basis sehen wir die unregelmäßig hintereinander gelagerten einkernigen Antipoden, während der ganze Embryosack mit verschieden großen Vakuolen erfüllt ist. Der reife Embryosack kommt in Fig. 42 zur Abbildung, kenntlich an den beiden Synergiden, der Eizelle, dem sekundären Embryosackkern und den hier übereinander liegenden Antipoden mit auffallend großen Kernen und deutlichen Kernstrukturzeichnungen.



Knautia arvensis.

Vergr.: 500 : 1.

Fig. 38. Furchungsteilung der P. M. Z., Tapetenzellen mehrkernig. — Fig. 39. Dreikerniges Pollenkorn. Fig. 40. E. S. M. Z. — Fig. 41. Reifer E. S. — Fig. 42. Reifer E. S., daneben ein zweiter Nucellus. Fig. 43. 16kerniger E. S.

Ein ganz eigentümliches Verhalten zeigt diie Abbildung Nr. 43. Es läßt sich feststellen, daß in der Mitte ein großer Kern vorhanden ist, der ohne Zweifel dem sekundären Embryosackkern entspricht. Außerdem erkennt man vier aus je drei Zellen bestehende Zellgruppen, so daß wir also die doppelte Anzahl solcher Triaden finden, wie in normalen Embryosäcken.

Derartige Embryosäcke sind in der Literatur mehrfach bekannt und als sog. 16kernige Embryosäcke beschrieben. Die 16kernigen Embryosäcke entstehen dadurch, daß sich alle vier Makrosporen, die aus einer Embryosackmutterzelle hervorgegangen sind, weiter entwickeln, so daß wir dann vier Prothallien bekommen, die sich zu einem gemeinsamen Embryosack vereinigen: Ein solcher Embryosack stellt also ein „Synthallium" dar. Die vier Makrosporen bilden aber jede nur einen vierkernigen Embryosack, und zwar dadurch, daß ein Teilungsschritt ausgefallen ist, infolgedessen können wir zwei verschiedene Typen dieser 16kernigen Embryosäcke unterscheiden. Ist z. B. der erste Teilungsschritt in der Makrospore ausgefallen, so übernimmt der Kern des einkernigen Embryosackes die Funktionen, die sonst im zweikernigen Embryosack der mikropylar gelegene ausübt; d. h. es entwickelt sich nur die obere Hälfte des Embryosackes und es werden daher nur Eizelle, zwei Synergiden und ein Polkern gebildet. Wir haben hier also vier Embryosäcke vom Oenothera-Typus. Ein solcher Fall liegt auch bei Knautia arvensis vor. Dieser Typus ist relativ häufig; er findet sich u. a. bei den Euphorbiaceen und den Malpighiaceen und anderen. Der zweite Typus des 16kernigen Embryosackes kommt dadurch zustande, daß die letzte synchrone Teilung im Embryosack unterbleibt, daß dieser also im Vierkern-Stadium endet. Der gleiche Typus eines vierkernigen Embryosackes findet sich bei Plumbago und er kennzeichnet sich dadurch, daß nicht ein definitiver Eiapparat gebildet wird, sondern daß statt der zwei an der Spitze des Embryosackes liegenden Archegonien nur die beiden Zentralzellen gebildet werden, die dann die Funktion von Eizellen übernehmen. Dieser Typus findet sich bei den 16kernigen Embryosäcken der Peperomien vor.

Morphologisch erkennt man die Zugehörigkeit zum ersten Typus daran, daß vier „Eiapparate" gebildet werden, während sich der sekundäre Embryosackkern aus den vier Polkernen zusammensetzt. Der zweite Typus ist morphologisch daran zu erkennen, daß nur zwei Zellen den „Eiapparat" bilden, während die anderen Kerne zum Endospermkern verschmelzen. Finden wir also dreizellige Eiapparate, so ergibt sich hieraus die Entwicklung nach dem erstgenannten Typus.

In unserer Abbildung Nr. 43 finden wir, daß die an der Mikropyle gelegene Zellentriade morphologisch, wie sich aus der Lage der Vakuolen zum Kern ergibt, anscheinend aus einer Synergide und zwei Eizellen besteht. Die seitlich gelegene Zellentriade läßt sich als aus einer Eizelle und zwei Synergiden gebildet ansehen. An der Basis des Embryosackes finden wir die dritte und die vierte Zellentriade, die morphologisch aus einer Synergide und zwei Eizellen gebildet zu sein scheinen. Synergiden mit abnorm gelagerter Vakuole, die also morphologisch der Eizelle gleichen, sind in der Literatur verschiedentlich bekannt, und sie finden sich besonders bei solchen Pflanzen, bei denen gelegentlich die Entwicklung von Synergiden-Embryonen beschrieben wird. So resumiert z. B. Schürhoff (1926) Seite *321/322*: „In manchen derartigen Fällen deutet die Synergide bereits vor der Befruchtung an, aber auch nach der Befruchtung ist dies auch noch zu erkennen, daß sie den spezialisierten Charakter als Synergide aufgegeben hat und der Eizelle auch morphologisch mehr oder weniger ähnlich geworden ist. So schreibt Ernst (1902), daß bei Trillium die eine der beiden Synergiden eine der Eizelle ähnliche Ausbildung gezeigt habe. Ein ganz typischer Fall einer solchen Umwandlung der einen Synergide wurde von Persidsky (1914) bei Delphinium elatum beschrieben. — Osterwalder (1898) äußert sich über Aconitum napellus L. folgendermaßen: „In einem meiner Präparate kann man die Beobachtung machen, daß die beiden Synergiden in ihrer Entwicklung Eicharakter angenommen haben. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Gehilfinnen befindet sich in diesem Fall das Protoplasma mit dem Kern im vorderen Teil der Synergidenzellen, während die Vakuolen nach hinten zu liegen kommen. Da unterscheidet sich die Eizelle nur durch größeres Volumen und einen etwas größeren Kern von den Synergiden, welcher Unterschied kein wesentlicher sein kann." Es fällt uns ferner besonders auf, daß die Polarität nicht streng ge-

wahrt ist, aber auch hierfür sind Fälle aus der Literatur bereits bekannt. So bildet z. B. Schürhoff (1924) zwei Embryosäcke von Malpighia coccifera L. ab, von denen der eine eine kreuzweise Anordnung der Zellentriaden zeigt, während der zweite eine bipolare Anordnung wiedergibt, indem, genau wie im Basalteil unserer Abbildung, zwei Zellentriaden nebeneinander liegen.

Es muß noch hervorgehoben werden, daß das Auftreten von 16kernigen Embryosäcken eine Progression darstellt, nämlich einesteils einen Reduktionsvorgang durch Unterdrückung eines Teilungsschrittes im Embryosack und gleichzeitig eine Neuerwerbung durch Verwendung aller 4 Makrosporen beim Aufbau des Embryosackes. Dieses Merkmal ist meistens für bestimmte Gattungen, ja sogar Familien festgelegt, während wir es hier nur mit einem Einzelfall zu tun haben, aus dem sich natürlich noch nicht der Schluß ziehen läßt, daß Dipsacus tatsächlich auf dem Wege ist, sich auf den Typus eines 16kernigen Embryosackes als normalen Entwicklungsgang festzulegen. Mit mindestens dem gleichen Rechte kann man annehmen, daß ausnahmsweise die Zellbildung bei der Makrosporenentwicklung gestört wurde und als Reaktion hierauf die Unterdrückung des ersten synchronen Teilungsschrittes im Embryosack erfolgt ist.

Einige Worte müssen wir noch über die Anordnung der Zellentriaden sagen:

Da sich alle 4 Makrosporen weiterentwickelt haben, so liegen in Wirklichkeit vier vierkernige Embryosäcke vor, die nach dem Oenotheren-Typus gebaut sind, d. h. aus einem Eiapparat und einem Polkern bestehen. Wir wissen aber nun, daß, wenn mehrere Makrosporen zur Entwicklung gelangen, die betreffenden Embryosäcke stets so orientiert sind, daß die Eiapparate nach der Mikropyle zu liegen; sie sind also streng polarisiert. Bei den 16kernigen Embryosäcken finden wir aber, daß hier eine kreuzweise Orientierung oder eine mehr oder weniger bipolare Verlagerung eintritt, und zwar ist dann der untere vierkernige Embryosack sowie die beiden seitlichen von der normalen Polarität abgewichen. Es handelt sich hier nicht um einen Ausnahmezustand, sondern um ein häufigeres Vorkommen, wenn man nicht sagen will, um einen normalen Zustand. Es sei hier vor allem erinnert an die Untersuchungen von Shattuck (1905) über Ulmus americana. Auch hier werden alle Makrosporen zur Bildung des Embryosackes verwendet, und häufig verschmelzen drei oder vier Kerne zum Endospermkern. Diese Angabe läßt direkt auf 16kernige Embryosäcke schließen. Shattuck fand dann, daß manchmal an beiden Polen Eizellen ausgebildet werden und an beiden Polen Embryonen entstehen. Es wäre interessant, die Arbeit von Shattuck unter dem Gesichtspunkte der Entstehung der 16kernigen Embryosäcke nachzuprüfen. Ein weiterer Fall der Umkehrung der Polarität wird von Schwarzenbach (1922) für die chalazalen Embryosäcke von Cardamine bulbifera berichtet. Und auch die Angaben über Aster Novae Angliae von Chamberlain (1895) können so gedeutet werden, daß eine der nach innen gelegenen Makrosporen sich zum Embryosack mit umgekehrter Polarität entwickelt hat. wir sehen also an diesem einen Beispiel, welche Fülle von neuen Problemen dadurch entstanden ist, daß mehrere Makrosporen in den Entwicklungsvorgang eines einzigen Embryosackes hineinbezogen wurden.

Wir beobachten ferner bei Knautia arvensis das Vorkommen einer weiteren Unregelmäßigkeit, indem wir nämlich in der Integumenthöhle anstelle eines einzigen Nucellus zwei Nucelli finden (Fig. Nr. 42). Die beiden Nucelli befinden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien; der größere Nucellus hat sich nach Degeneration der Nucellus-Epidermis sowie der drei mikropylaren Makrosporen zum reifen Embryosack entwickelt. Der zweite Nucellus befindet sich im Stadium der Makrosporen-Tetrade. An den Seiten der Tetrade ist die Nucellus-Epidermis degeneriert, während über dem Scheitel noch zwei Zellen der Nucellus-Epidermis erhalten geblieben sind. Die vorliegende Abnormität besitzt entwicklungsgeschichtlich keine Bedeutung; sie kann jedoch, falls beide Embryosäcke reif werden und bei beiden Befruchtung stattfindet, zur Polyembryonie führen. Schon Schleiden (1837) beobachtete einen solchen Fall von Polyembryonie; es hatte sich der zweite Nucellus zwischen dem inneren und äußeren Integument entwickelt, wozu Schleiden bemerkt: „gleichsam eine graviditas extrauterina". Ferner fand Strasburger (1878) bei Cypripedilum calceolus und Gymnadenia conopea Polyembryonie, die die gleichen Ursachen hatte. In einem Falle bildet er zwei

Keimanlagen ab, die von besonderen inneren Integumenten umgeben sich innerhalb eines gemeinsamen äußeren Integumentes befinden. Tischler (1903) beobachtete dasselbe bei einem Ribes-Bastard und Dahlgren (1916) bei Lysimachia thyrsiflora. Für Platanthera chlorantha gibt Afzelius (1922) ebenfalls das häufige Vorkommen von zwei Nucelli mit je einem inneren Integument an, die von einem äußeren Integument eingeschlossen sind. Beide Nucelli führen reife Embryosäcke und können daher Polyembryonie veranlassen.

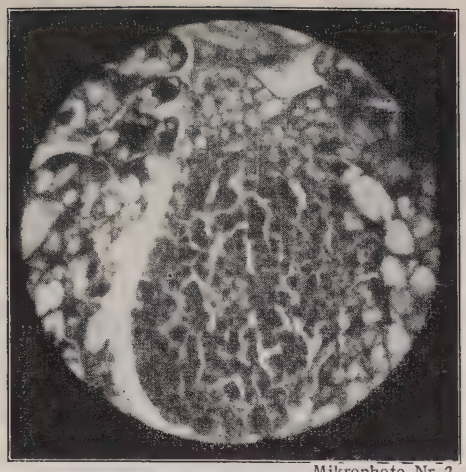
Knautia magnifica.

Die Pollenmutterzellen werden in einer einzigen Längsreihe angelegt und sind im Stadium der Synapsis von Tapetenzellen umgeben, die bereits das 4—8kernige Stadium erreicht haben. Die Kerne der Tapetenzellen liegen in dem wandständigen Protoplasmabelag verteilt, während sich im Innern eine große zentrale Vakuole befindet.

Die Stadien der Synapsis (Fig. 2) zeigen den Nucleolus wandständig und ihm anliegend das Synapsis-Knäuel, aus welchem manchmal Doppelschlingen hervorragen. Die Diakinese (Fig. 44) zeigt deutlich 8 Gemini, deren Einzelchromosomen entweder parallel liegen, oder zusammen einen Kreis bilden. Während dieses Stadiums haben die Tapetenzellen keine besondere Fortentwicklung erfahren; es ist nur zu bemerken, daß die Kerne der Tapetenzellen eine dichtere Struktur angenommen haben. Nach Ablauf der allotypischen Teilungen finden wir die Tetraden noch ohne eine bestimmte Differenzierung. Sobald die Pollenkörner frei geworden sind, wachsen die Tapetenzellen einzeln in das Pollenfach hinein und legen sich um die Pollenkörner herum. Bald darauf beginnen sie zu fusionieren (Fig. 45) und bilden das Periplasmodium. Die jungen einkernigen Pollenkörner legen, bevor sie sich durch Bildung einer zentralen Vakuole stark vergrößern, eine sehr kräftige Exine an, an der die Austrittsstellen für den Pollenschlauch durch außergewöhnlich starke pfropfenartige Gebilde verschlossen sind. Außerdem ist die Exine wie bei allen anderen von mir untersuchten Dipsacaceen an ihrer Oberfläche mit einem regelmäßigen Belag von Stacheln und Höckern versehen.

Es zeigt sich nunmehr ein sehr merkwürdiges Verhalten: die meisten Pollen bleiben auf dem einkernigen Stadium stehen, sie besitzen ein sehr dichtes, Farbstoffe stark speicherndes Zytoplasma und stellen hiermit ihre weitere Entwicklung ein. Dieses Stadium hält längere Zeit an, das Periplasmodium wird verbraucht, erkennbar an der starken Vakuolisierung und der schwächeren Farbstoffaufnahme desselben. Häufig verhalten sich sämtliche Pollen eines Pollenfaches in dieser Weise. In anderen Fällen schreitet die Entwicklung der Pollenkörner weiter; sie vergrößern sich stark und bilden gleichzeitig eine zentrale Vakuole. Solche Pollen verhalten sich also normal und können ihren Reifezustand erreichen, was sich aus befruchteten Stadien ergibt. Man begegnet auch bei der weiblichen Haploidgeneration sehr vielen Degenerationserscheinungen, indem die Entwicklung meistens auf dem Stadium der 4 Makrosporen zum Stillstand kommt, so daß reife Embryosäcke und befruchtete Stadien relativ wenig gefunden werden. Die Degeneration eines großen Teiles der Pollenkörner dürfte ohne Zweifel darauf zurückzuführen sein, daß Knautia magnifica eine südeuropäische Pflanze ist, so daß die eben erwähnte Erscheinung wohl auf klimatische Einflüsse zurückzuführen ist.

Die weibliche Haploidgeneration beginnt mit dem einzelligen Archespor in der unitegminaten, tenuinucellaten Samenanlage (Fig. 46). Nach Bildung der 4 Makrosporen entwickelt sich nur die untere weiter. Gleichzeitig degeneriert die seitliche Nucellus-Epidermis, während sie an dem mikropylaren Scheitel noch etwas länger erhalten bleibt (Fig. 47). Der reife Embryosack (Fig. 48) ist vollkommen normal und besitzt selbst nach der Bildung des sekundären Embryosack-Kernes nur 3 einkernige Antipoden. Häufig findet man an den Seiten des Embryosackes noch Fragmente der degenerierten Nucellus-Epidermis. Die Bildung des Endosperms erfolgt nach dem zellulären Typus (Fig. 49); in vorliegendem Präparat daran erkennbar, daß die meisten Endospermzellen eine Teilung vornehmen. Man sieht in dem Präparat gleichzeitig einen zweizelligen Embryo und kann feststellen,



Mikrophoto Nr. 2

Knautia magnifica.
Junger Embryo mit Suspensor.

daß die 3 Antipoden noch deutlich erkennbar sind und jede von ihnen nur einen einzigen Kern enthält. Ein weiteres Stadium der Embryo-Entwicklung zeigt Fig. 50; es ergibt sich hieraus, daß in den beiden Zellen des Embryos je eine Längsteilung stattgefunden hat. Der Suspensor besteht also nicht aus einer einzigen Zellreihe, sondern da er solche Längsteilungen noch mehrmals vornimmt, aus einem ziemlich kompakten Gewebe, welches sich durch seine Plasmaarmut von dem eigentlichen Embryo deutlich hervorhebt. Der Embryo wird nun, an dem Suspensor hängend, von diesem allmählich immer weiter in das Endosperm hineingeschoben, was die mikrophotographische Wiedergabe zur Anschauung bringt. (Siehe Mikrophotographie Nr. 2.)

Knautia magnifica.

Vergr.: Fig. 44 1000 : 1; alle anderen Figuren 500 : 1.

Fig. 44. Diakinese der P. M. Z., 8 Gemini. — Fig. 45. Auflösung der Tapetenzellen und Periplasmodiumbildung. Fig. 46. E. S. M. Z. — Fig. 47. Zweikerniger E. S., Nucellus-Epidermis in Degeneration. — Fig. 48. Reifer E. S. Fig. 49. Zelluläre Endospermbildung. Teilung der Endospermzellen. Zweizelliger Embryo. Antipoden. Fig. 50. Embryo in Längsteilung.

Scabiosa atropurpurea.

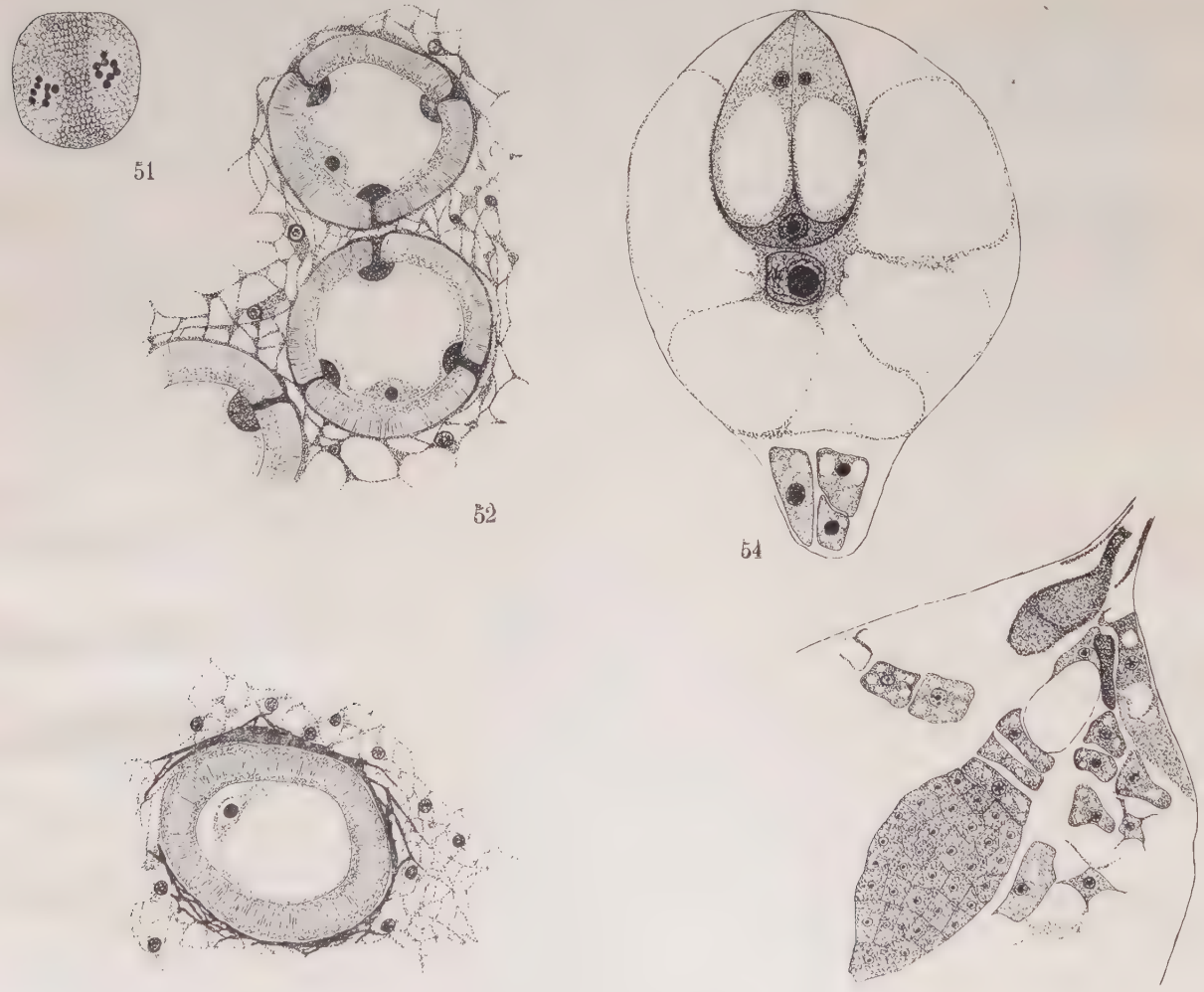
Die männliche Haploidgeneration zeigt zunächst, daß die Archesporzellen in einer einzigen Schicht angelegt werden. Schon in den Stadien, die der Synapsis vorangehen, zeichnen sie sich durch ihre besondere Größe aus. Ihr Kern besitzt einen ziemlich großen Nukleolus und ein Fadengerüst, in welchem sich einzelne Chromatinkörner deutlich unterscheiden lassen. Diese Chromatinkörner wurden gerade bei dem Stadium der Praesynapsis vielfach als Prochromosomen gedeutet, da die Anzahl dieser differenten Körnchen sehr häufig mit der betreffenden Diploidzahl in Uebereinstimmung gefunden wurde. Es hat nicht an Widersprüchen gegen diese Auffassung gefehlt; doch, da ich nicht beabsichtige, ein spezielles Studium der synaptischen Phasen zu geben, möchte ich zu diesem Problem keine Stellung nehmen. Bei der Zählung dieser Chromatinkörnchen bleibt man meistens etwas hinter der Diploidzahl zurück, was aber dadurch veranlaßt sein kann, daß die Kerne in den einzelnen Schnitten wahrscheinlich angeschnitten waren.

Das nächste Stadium bildet den Höhepunkt der Synapsis, dadurch gekennzeichnet, daß die Chromosomen ein ganz dichtes Knäuel bilden von etwa derselben Größe wie der Nukleolus. Einzelheiten in diesem dichten Fadenknäuel lassen sich nur schwierig feststellen. Bei der Auflösung des synaptischen Knäuels zeigt es sich, daß die Fadenschlingen den Kernraum mehr oder weniger ganz durchsetzen. Man bezeichnet dieses Stadium als Pachynema. Hier ist deutlich zu erkennen, daß sich der Kern wesentlich vergrößert hat, so daß die Kerne von einer geringen Menge von Zytoplasma umgeben sind. Die Pollenmutterzellen liegen auch hier meistens noch dicht beieinander; doch läßt sich bereits feststellen, daß jetzt schon eine Abrundung derselben eingetreten ist, so daß der Verband der Pollenmutterzellen bereits mehr oder weniger gelockert ist.

Von den Stadien der Reduktionsteilung habe ich die Kernplatten der homöotypischen Teilung wiedergegeben (Fig. 51), besonders deshalb, weil bei diesem Stadium eine genaue Feststellung der Chromosomenzahl möglich ist. Wie aus dieser Zeichnung hervorgeht, ist die Haploidzahl bei Scabiosa astropurpurea 8. Die Pollenmutterzelle hat sich wesentlich vergrößert und vollkommen abgerundet; das Zytoplasma ist sehr dicht und zeigt einen wabenförmigen Bau. Es fällt auf, daß zwischen den beiden Kernen ein bedeutend dichterer Plasmagürtel vorhanden ist, der sich nach den Rändern zu verbreitert.

Durch die homöotypische Teilung werden die Tetradenkerne gebildet. Es ist zu beachten, daß inzwischen der eben geschilderte Plasmagürtel verschwunden ist und die Kerne in der Pollenmutterzelle derart orientiert sind, daß sie zwar regelmäßig verteilt, doch sehr nahe an der Zellwand liegen. Die Phragmoplasten zwischen den Tochterkernen der homöotypischen Teilung sind völlig verschwunden, so daß das Protoplasma eine homogene, feinkörnige oder wabenartige Struktur zeigt. Die Bildung der Tetradenzellen setzt nun nach dem Furchungstypus ein, indem sich zuerst von außen Einschnürungen bilden, welche immer tiefer in das Zytoplasma eindringen und in kurzer Zeit um jeden einzelnen Tetradenkern eine gleiche Menge von Zytoplasma abschnüren. Sobald die Tetradenzellen gebildet sind, setzt die Degeneration der Pollenmutterzellwand ein, indem diese verschleimt und meistens keine Färbung mehr annimmt. Nach kurzer Zeit ist die Pollenmutterzellwand vollkommen verschwunden, während die jungen Pollenkörner die durch die Pollenmutterzelle bedingte mehr oder weniger eckige Form beibehalten. Es setzt nun die Bildung einer kräftigen Exine ein, noch bevor das Pollenkorn eine entsprechende Vergrößerung angenommen hat. Die Exine wird bereits in einer Größe angelegt, die dem späteren Wachstum des Pollenkornes Rechnung trägt, so daß also die jungen Pollenkörner jetzt einen stark gewellten Umriß zeigen und unregelmäßige Formen annehmen. Durch Bildung einer zentralen Vakuole, die mit Zellsaft gefüllt ist, bläht sich dann das Pollenkorn sehr schnell auf und wird rund, wobei die Exine als außerordentlich dicke Membran mit glatter Kontur sichtbar wird und sehr deutlich die 3 Austrittsstellen für den Pollenschlauch erkennen läßt. Das Pollenkorn hat sich wesentlich vergrößert und nahezu die definitive Größe erreicht. Die Exine läßt deutlich zwei Schichten erkennen; eine äußere Stäbchen- und eine innere Körnchenschicht. Die Stäb-

chenschicht ist etwa doppelt so dick wie die innere Schicht. Die Exine zeigt ferner, daß die Austrittsstellen für den Pollenschlauch Durchlöcherungen darstellen, da sie von einer sich intensiv färbenden Masse angefüllt sind, auf welche wir bei der Schilderung des Verhaltens der Tapetenzellen noch näher eingehen werden. Die Intine ist nicht zu erkennen, wie man auch beim auskeimenden Pollenschlauch dieselbe fast nie als besondere Membran erkennen kann. Im Innern des Pollenkornes zeigt der Protoplast vor allem die außerordentlich große zentrale Vakuole und nur wenig randständiges Zytoplasma, in welchem an einer Stelle der primäre Kern des Pollenkorns liegt. Der Kern zeichnet sich durch einen großen Nukleolus aus; fädige Strukturen lassen sich im Kerngerüst nicht erkennen. Die Fig. 52 und 53 zeigen die gleichen Stadien, doch mit dem Unterschied, daß, wie an Fig. 53 ersichtlich, die Exine auch nach außen eine granulierte Schicht anlegt, die später wieder verschwindet, um im Stadium des zwei- und dreikernigen Pollenkorns einer kräftigen Außenschicht Platz zu machen. Diese Außenschicht ist mit verschieden hohen, kräftigen Zapfen und Höckern versehen. Nach der Abgabe der Antheridium-Mutterzelle hat sich der Protoplast durch Aufnahme von Nährmaterial zu einem dichten Zytoplasma ergänzt, das keine Vakuolen mehr zeigt.



Scabiosa atropurpurea.

Vergr.: Fig. 51 1000 : 1; alle anderen Figuren 500 : 1.

Fig. 51. P. M. Z. Kernplatte der homöotypischen Teilung. Chromosomenzahl 8. — Fig. 52. Einkerniges Pollenkorn. Eindringen des Periplasmodiums in das Pollenkorn. — Fig. 53. Einkerniges Pollenkorn. Vakuolenstadium. Strukturzeichnung der Exine. — Fig. 54. Reifer E S. — Fig. 55. Embryosack mit Embryo.

Im Protoplasten liegt jetzt der vegetative Pollenkern, der an Größe außerordentlich zugenommen hat und einen riesigen Nukleolus sowie ein deutliches Kernnetz zeigt. Ferner sehen wir die Antheridium-Mutterzelle, in welcher ein großer Zellkern liegt, so daß das Zytoplasma um diesen herum kaum zu erkennen ist. Auch der Kern der Antheridium-Mutterzelle besitzt einen verhältnismäßig großen Nukleolus.

Es findet dann eine Teilung des Kernes der Antheridium-Mutterzelle statt, wobei sich diese auflöst, so daß wir nunmehr in dem gemeinsamen Zytoplasten des Pollenkornes 3 Kerne erkennen, von denen die beiden generativen wesentlich kleiner sind als der vegetative. Die jungen generativen Kerne zeigen zuerst ein kleines Kernkörperchen, welches sich aber sehr bald vergrößert, so daß man auf Querschnitten nur noch die Nukleolen sieht, während man auf anderen Schnitten feststellen kann, daß diese Kerne eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt angenommen haben. Das Verhalten des vegetativen Kernes charakterisiert sich dadurch, daß der Nukleolus sich mehr und mehr vergrößert, während die Struktur des Kerngerüstes allmählich verschwindet und homogen wird. In alten Stadien kann man andere Bestandteile als den Nukleolus nicht mehr erkennen. Dieser zeigt dann starke Degenerationserscheinungen, kenntlich an seiner unregelmäßigen Form, die mitunter zu tiefen Zerklüftungen, ja sogar zu Fragmentationen führt, so daß man statt des einen Gebildes zwei oder drei nahe nebeneinander liegende unterscheiden kann. Hiermit ist das Pollenkorn auf dem reifen Stadium angelangt, in welchem es auf die Narbe übertragen wird.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten der Tapetenzellen. In den jüngsten Stadien sind sie sehr klein und lassen sich hierdurch leicht von den Zellen des Archespores unterscheiden. Sie nehmen eine etwas kräftigere Färbung an, ihr Kern liegt in der Mitte der Zellen und zeigt einen deutlichen Nukleolus; meist liegen um den Kern herum einige deutliche Vakuolen. Noch im Stadium der Praesynapsis teilt sich der Kern, die Tapetenzellen wachsen sehr schnell heran und erreichen zum Teil die Größe der jungen Pollenmutterzellen. Sie sind jetzt besonders auch durch die vorhandene große zentrale Vakuole — in manchen Fällen finden sich 2 Vakuolen — erkennbar, ein Zeichen, daß die Größenzunahme auf Wasserzufuhr zurückzuführen ist. Die beiden Kerne liegen nunmehr wandständig und sind entweder durch eine große Vakuole voneinander getrennt, oder aber sie zeigen noch eine plasmatische Verbindungsbrücke, wodurch die Bildung von 2 Vakuolen veranlaßt wird. Auf diesem Stadium bleiben die Tapetenzellen im Verlaufe der Synapsis stehen. Während der allotypischen Teilung der Pollenmutterzelle erfolgen in den Tapetenzellen ebenfalls Kernteilungen, so daß diese zuerst 4, häufig auch noch mehr Kerne zeigen. Da inzwischen ein außerordentliches Wachstum der Tapetenzellen eingesetzt hat, läßt sich die Anzahl der Kerne mit Sicherheit nicht immer feststellen. Es besteht auch die Möglichkeit, daß gelegentlich der Kern einer tiefer liegenden Tapetenzelle als Kern der beobachteten Tapetenzelle angesehen wird, so daß ich die Frage offen lassen möchte, ob die Tapetenzellen wirklich über das vierkernige Stadium hinauskommen. Bei der Bildung der Tetraden lockert sich der Verband der Tapetenzellen, sie nehmen hierbei unregelmäßige Formen an und zeigen auch ganz unregelmäßige Umrisse. So wie sich die einzelnen Pollenkörner isoliert haben und durch Bildung der zentralen Vakuole größer geworden sind, wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner ein und legen sich um dieselben herum. Dabei kommt es zu einer Auflösung der Wände der Tapetenzellen, so daß nunmehr die einkernigen Pollenkörner während des Vakuolenstadiums in einem Periplasmodium liegen, in welchem keine Zellgrenzen mehr zu erkennen sind (Fig. 52). Das Material der Tapetenzellen dringt nun durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch in das Pollenkorn ein und bildet an diesen Stellen Pfröpfe, die sich allmählich im Pollenkorn auflösen und ausbreiten. Diese Pfröpfe bilden sogar im Innern große knopfartige Vorwölbungen, wodurch sie an dieser Stelle den Protoplasten des Pollenkornes einbuchten, wie dies auf Fig. 52 zu erkennen ist. Noch auf diesem Stadium ist das Pollenkorn einkernig und besitzt eine große zentrale Vakuole. Das Periplasmodium zeigt in diesem Zustand eine schaumige Struktur und ist um das Pollenkorn herum mehr oder weniger stark verdichtet. Sowie das Pollenkorn die Antheridium-Mutterzelle ausgebildet hat, setzt die Degeneration des Periplasmodiums ein, und es sind bald nur noch die Ueberreste der

Kerne färberisch darzustellen. Inzwischen hat, wie bereits angedeutet, das Pollenkorn sich vollkommen mit Protoplasma gefüllt und die große Vakuole ist völlig verschwunden. Während bisher hauptsächlich die Ansicht vertreten wurde, daß das Periplasmodium in erster Linie für die Ausbildung der Exine in Anspruch genommen würde, scheint mir jedoch aus meinen Untersuchungen hervorzugehen, daß dies nicht oder nur in geringem Maße zutrifft. Denn, wie bereits erwähnt, erfolgt die Anlage der Exine schon zur Zeit des jüngsten Stadiums des Pollenkorns, noch bevor dasselbe durch Bildung der zentralen Vakuole eine bedeutende Größenzunahme erfahren hat. Und selbst wenn die Pollenkörner schon eine kräftig entwickelte Exine zeigen, in welcher die Löcher für den Austritt des Pollenschlauches angelegt sind, beginnt erst die Entwicklung des Periplasmodiums, d. h. die Einwanderung und Auflösung der noch völlig selbständigen Tapetenzellen, wie dies Fig. 8 zeigt. Aus der Tatsache, daß das Material des Periplasmodiums in das Pollenkorn direkt eindringt und dort knopfartige Verdickungen bildet, während das Pollenkorn noch seine zentrale Vakuole besitzt, geht ohne Zweifel hervor, daß die Hauptaufgabe des Periplasmodiums in der Zufuhr von Nahrungssubstanzen für den Protoplasten des Pollenkorns besteht. Daß es dabei nicht zu einer direkten Aufnahme des Protoplasmas der Tapetenzellen kommt, ist daraus zu ersehen, daß diese Pfröpfe gegen den Protoplasten des Pollenkornes scharf abgegrenzt sind, und daß selbst an den Stellen, an welchen durch diese Pfröpfe der Protoplast des Pollenkorns eingedrückt wird, das Protoplasma keine stärkere Färbung annimmt, so daß also die Nährstoffe des Periplasmodiums nur durch Diffusion zu den Protoplasten ins Innere des Pollenkorns gelangen.

Die weibliche Haploidgeneration zeigt zunächst die typische unitegminate, tenuinuzellate Samenanlage. Das Archespore ist einzellig und von der Nucellusepidermis umgeben. Durch die allotypischen Teilungen entstehen zunächst 4 Zellen, von denen bereits nach kurzer Zeit die chalazale Makrospore durch ihre Größenzunahme zu erkennen gibt, daß sie sich zum Embryosack entwickelt. Allmählich verdrängt diese Makrospore die 3 mikropylar gelegenen; die Vergrößerung geht vor allem durch Bildung einer großen Vakuole vor sich. Im jungen Embryosack erfolgt nun eine Kernteilung, und bereits in diesem Stadium erkennt man deutlich die beginnende Degeneration der Nucellusepidermis, deren Zellen sich aus dem Verbande lockern und unregelmäßige Formen annehmen, während der Kern ebenfalls Degenerationserscheinungen aufweist. Das Stadium des reifen Embryosackes charakterisiert sich vor allem durch die bedeutende Größe des Eiapparates, der bis in die Mitte des Embryosackes hineinragt (Fig. 54). Die Synergiden sind birnförmig und zeigen im unteren Teil je eine große Vakuole, über welcher die verhältnismäßig kleinen Kerne liegen. Es sei besonders erwähnt, daß die Synergiden weder einen ausgebildeten Fadenapparat erkennen lassen, noch strecken sie sich weit in die Mikropyle hinein, wie wir es bei vielen Metachlamydeen, z. B. bei Compositen finden. Zwischen den Synergiden liegt die außerordentlich große Eizelle, welche von diesem fast ganz verdeckt wird; ihr oberer Teil besteht fast nur aus einer großen Vakuole. Nur der untere Teil der Eizelle, in welchem sich der Eikern vom Plasma umgeben befindet, streckt sich unter den Synergiden hervor. Die Eizelle besitzt die gleiche Breite wie beide Synergiden zusammen. Der Kern der Eizelle ist wesentlich größer als der Synergidenkern und besitzt einen Nukleolus, welcher etwa der Größe der Synergidenkerne entspricht. In der Mitte des Embryosackes, direkt anliegend an die Eizelle finden wir den sekundären Embryosackkern, welcher durch seine besondere Größe und vor allem durch seinen riesenhaften Nukleolus auffällt. Dieser Kern liegt im Protoplasma des Embryosackes, welches außerordentlich große Vakuolen besitzt, so daß der von nur wenig Zytoplasma umgebene sekundäre Embryosackkern gewissermaßen an den Plasmabrücken aufgehängt zu sein scheint. An der Chalaza finden wir in einer Ausbuchtung drei einkernige Antipoden, deren gegenseitige Lage nicht fixiert ist, da die Antipoden entweder übereinander oder auch nebeneinander liegen können. Die Antipoden bleiben einkernig und sind auch nach der Befruchtung noch einige Zeit sichtbar. Bei der Befruchtung tritt der Pollenschlauch in den Embryosack ein und verbreitert sich hier, indem er die eine Synergide zerstört. Dann setzt zunächst die Bildung des Endosperms ein, welches nach dem zellulären Typus angelegt wird (Fig. 55). Der Embryo bildet einen aus wenig Zellen

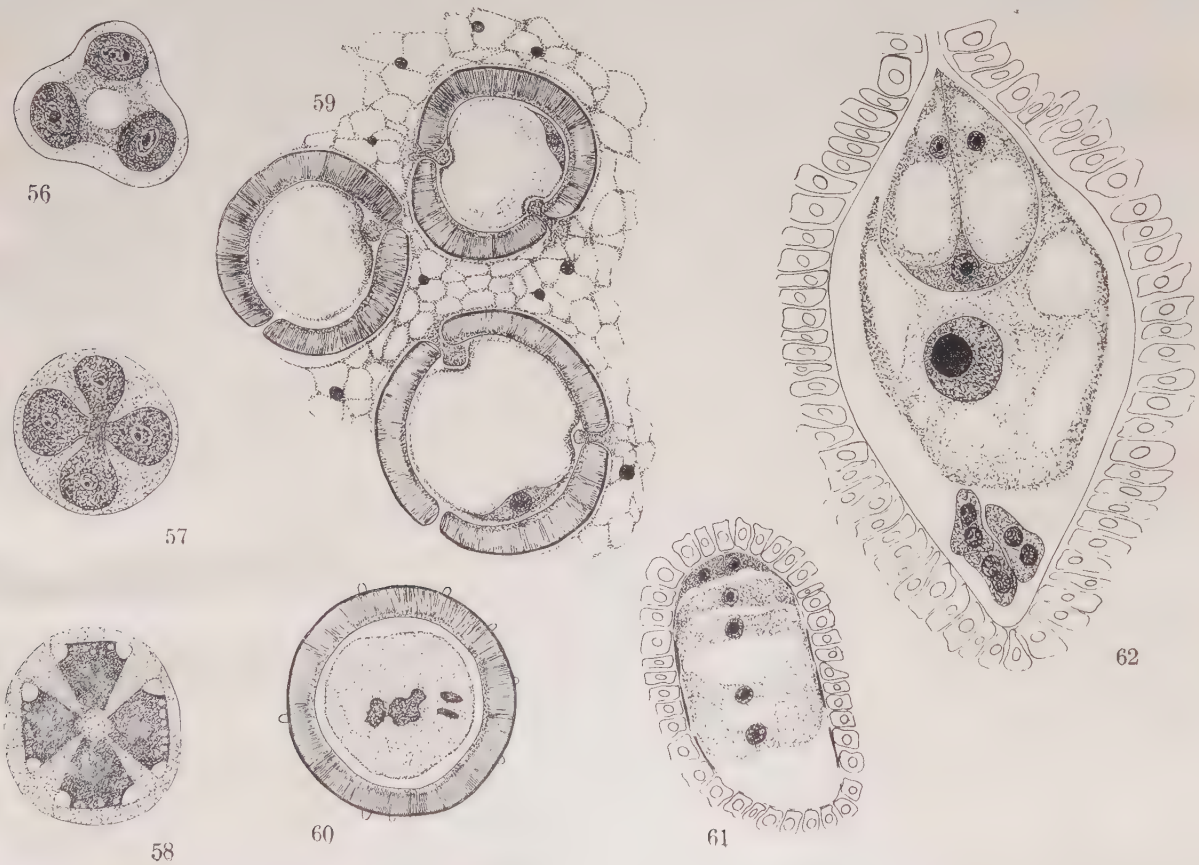
bestehenden relativ breiten Suspensor, der aber schon nach kurzer Zeit Auflösungserscheinungen zeigt, die sich zuerst darin äußern, daß die Zellen des Suspensors große Vakuolen bilden, während das Protoplasma immer mehr verschwindet, so daß dann nur noch die zarten Wände des inhaltsleer gewordenen Suspensors vorhanden sind. Der Suspensor schiebt den Embryo in das Endosperm hinein, der dann allseitig von diesem umgeben wird (Fig. 55). Dann setzt beim Embryo ein schnelles Wachstum unter Auflösung der ihm zunächst liegenden Endosperm-Zellen ein.

Scabiosa columbaria.

Bei der Schilderung der männlichen Haploidgeneration beginne ich mit dem synaptischen Stadium der Pollenmutterzelle. Anscheinend liegen die Pollenmutterzellen auch hier in einer Reihe und fallen durch ihre besondere Größe auf. Kenntlich ist das synaptische Stadium an dem mehr oder weniger dichten Fadenknäuel, das sich an den Nukleolus anlegt. Die Tapetenzellen sind schon etwas aus ihrem Verbande gelockert und zeigen große zentrale Vakuolen, ein Zeichen dafür, daß sie sich in einer sehr schnellen Größenzunahme befinden. Sie enthalten bereits mehrere Kerne, in einem Falle sind schon 8 Kerne erkennbar; an der Gruppierung zu vier Paaren erkennt man, daß gerade eine synchrone Teilung erfolgt war. Die Pollenmutterzelle durchläuft dann das Stadium der heterotypischen Teilung, um darauf zur Tetradenbildung überzugehen (Fig. 56). Die recht großen Einzelpollen sind noch durch kräftige Plasmastränge miteinander verbunden und liegen in der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle. Die in der Abbildung sichtbaren Plasmabrücken schließen eine große Vakuole ein. Abbildung 57 zeigt im Gegensatz zu Fig. 56 eine kreuzweise Lagerung der jungen Pollen. Bei dieser Art der Lagerung wird keine Vakuole gebildet, und nur je zwei sich gegenüber liegende Pollen werden noch durch eine kräftige Plasmabrücke verbunden. Ganz ähnliche Bilder wie Figur 56 u. 57 gibt Tahara (1915) für die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von Chrysanthemun Marshallii. Er zeichnet zunächst den Beginn der Furchungsteilung und gibt dann eine Abbildung wie unsere Fig. 56, aus der man erkennt, daß sich ebenfalls in der Mitte eine Vakuole gebildet hat, so daß die Einzelpollen nur noch mit je einem schmalen Plasmastreifen zusammenhängen. Die Abbildung von Tahara erscheint noch etwas komplizierter dadurch, daß er nicht nur, wie in unserm Bilde, drei Einzelpollen gezeichnet hat, sondern auch noch die Plasmastränge, die zu dem vierten Pollenkorn hinführen. Während also auf unserer Abbildung nur zwei schmale Plasmastreifen von einem Pollen ausgehend zu sehen sind, sendet in Wirklichkeit jedes einzelne Pollenkorn drei schmale Plasmabrücken aus, die dieses Pollenkorn mit jedem der drei anderen verbinden. Diese Plasmabrücken werden mit zunehmender Entwicklung des Pollens immer schmaler; und zwar geht dieser Vorgang nicht vollkommen gleichmäßig vor sich, sondern die Durchschnürung dieser Plasmastränge und die Abtrennung der Einzelpollen erfolgt in dem einen Fall früher, im anderen später. Meistens finden wir, daß von den drei Plasmabrücken zwei früher eingezogen werden, so daß wir dann meistens nur noch zwischen zwei gegenüberliegenden Pollen eine solche Brücke vorfinden (Fig. 57). Durch diese Art der Zellwandbildung wird auch, da es sich um eine kreuzförmige Anordnung handelt, die Verteilung der Tetraden im Raum der ursprünglichen Pollenmutterzelle am besten gewährleistet, so daß ganz regelmäßige Bilder entstehen, wie dies besonders meine Abbildung 58 zeigt. Hier liegen also die jungen Pollen in kreuzförmiger Anordnung innerhalb der verschleimenden Pollenmutterzelle. Die Ecken eines jeden Tetraeders zeigen bereits die Anlagen für die Austrittsstellen des Pollenschlauches. Durch vollkommene Auflösung der Pollenmutterzelle werden die bisher als Tetraden zusammengehaltenen jungen Pollen frei und liegen von nun an regellos im Pollenfach zerstreut. Gleichzeitig beginnen sie sich abzurunden und durch Anlage einer großen zentralen Vakuole sich bedeutend aufzublähen (Fig. 59). Das Plasma liegt nur als ganz dünner Belag der Innenwand des Pollenkornes an, an einer etwas dichteren Stelle trägt es den langgestreckten Kern. Gleichzeitig erfolgt die Differenzierung der Exine in eine innere Körnchen-

und äußere Stäbchenschicht, die an ihrer Peripherie eine derbe Membran trägt. Das Periplasmodium bildet nach Auflösung der Zellgrenzen eine einheitliche Masse, in der die Kerne regellos zerstreut liegen. Besonders bemerkenswert ist das Eindringen des Periplasmodiums in das Pollenkorn durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch. Man sieht die zytoplastische Verdickung des eindringenden Pfropfes, der den zytoplastischen Wandbelag des Pollenkornes eindrückt. Es ist ganz deutlich festzustellen, daß eine Verschmelzung der beiden Protoplasten nicht eintritt, woraus zu schließen ist, daß die Nahrungsstoffe des Periplasmodiums nach bestimmter Umwandlung in das Pollenkorn hinein diffundieren. Durch Teilung des vegetativen Kernes entsteht nun die Antheridium-Mutterzelle. Das Periplasmodium befindet sich im Zustande der Degeneration, kenntlich an der klumpigen Zusammenballung besonders aber an der homogenen Färbung seiner Kerne. Den Höhepunkt der Pollenentwicklung zeigt Fig. 60 mit den beiden Spermakernen und dem in Fragmentation befindlichen, vegetativen Kern.

Die weibliche Haploidgeneration beginnt mit der Embryosackmutterzelle, aus der durch Teilung die Makrosporentetrade hervorgeht. Umgeben wird sie von der Nucellus-Epidermis. Die chalazale Makrospore ist schon bedeutend vergrößert und zeigt damit an, daß sie sich zum Embryosack umwandeln wird. Einen anderen Entwicklungsgang zeigt Fig. 61. Wir sehen die vier Makrosporen, die nur durch Vakuolen getrennt sind und sich wesentlich vergrößert haben. Das Bild läßt den



Scabiosa columbaria.

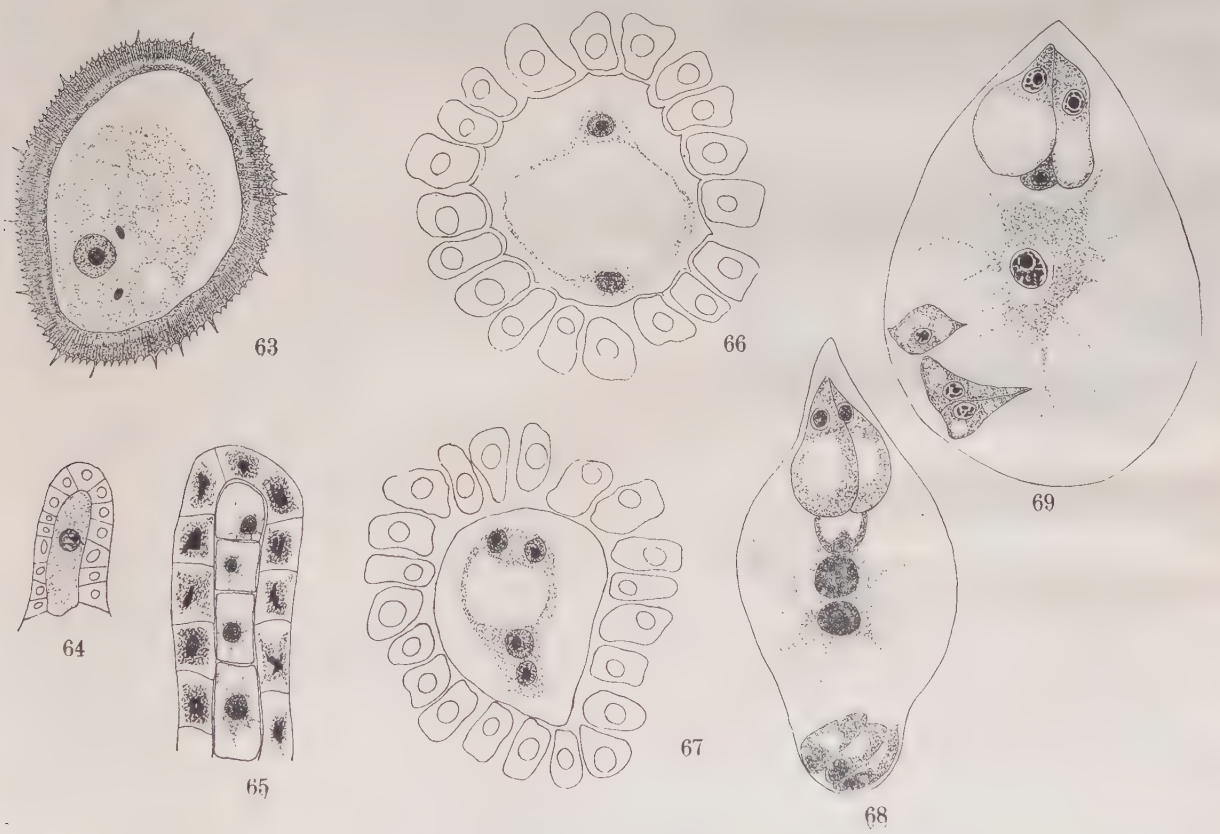
Vergr.: alle Figuren 500 : 1.

Fig. 56. P. M. Z. in Tetradenbildung. Die Einzelpollen durch Plasmastränge verbunden. — Fig. 57. P. M. Z. in Tetradenbildung. Die Tetraden kreuzweise gelagert. — Fig. 58. Junge Pollen in kreuzförmiger Anordnung. Fig. 59. Einkernige Pollen im Vakuolenstadium. Periplasmodiumbildung. Das Periplasmodium dringt in das Pollenkorn ein, ohne sich mit dem Plasma desselben zu verbinden. — Fig. 60. Reifes Pollenkorn mit zwei Spermakernen. Der vegetative Kern in Fragmentation. — Fig. 61. Makrosporentetrade, bei der die vier Makrosporen nur durch Vakuolen getrennt sind. — Fig. 62. Reifer E. S. An der Basis drei zweikernige Antipoden.

Schluß zu, daß in diesem Falle alle vier Makrosporenkerne zum Aufbau des Embryosackes Verwendung finden. Die große mittlere Vakuole deutet insbesondere auf eine beginnende Streckung und die im Anschluß daran stattfindende Polarisierung des Embryosackes. Die Nucellus-Epidermis ist an den Seiten degeneriert, während über dem Scheitel noch einige Zellen erhalten sind. Der reife Embryosack kommt in Fig. 62 zur Abbildung. Die Polkerne sind zum mächtigen sekundären Embryosackkern verschmolzen, darüber liegt der Eiapparat, während an der Basis die drei zweikernigen Antipoden liegen.

Scabiosa fumaroides.

Von den zur Untersuchung eingelegten Präparaten der männlichen Haploidgeneration erwiesen sich die jüngsten Stadien als unbrauchbar, so daß ich mit einem späteren beginne, mit dem des zweikernigen Pollenkorns. Dasselbe hat schon seine definitive Größe erreicht und ist nahezu mit Plasma gefüllt. In demselben liegen als große Gebilde der vegetative Kern mit einem sehr stark gefärbten Kernkörperchen und die generative Zelle mit großem Nukleolus und deutlichem Chromatingerüst. Die Exine hat sich in eine schmale innere und eine etwa doppelt so breite äußere granulierte Schicht differenziert; beide sind durch eine schmale helle Schicht getrennt. Die letztere und die äußere granulierte Schicht sind von dünnen radiär gestellten Streifen durchzogen. Die äußere Schicht ist an ihrer Peripherie nicht glatt, sondern zu Zacken und Stacheln von verschiedener Größe ausgebildet. Durch Teilung der generativen Zelle entsteht dann das dreikernige reife Pollenkorn mit dem großen vegetativen Kern und den beiden kleinen Spermakernen (Fig. 63).

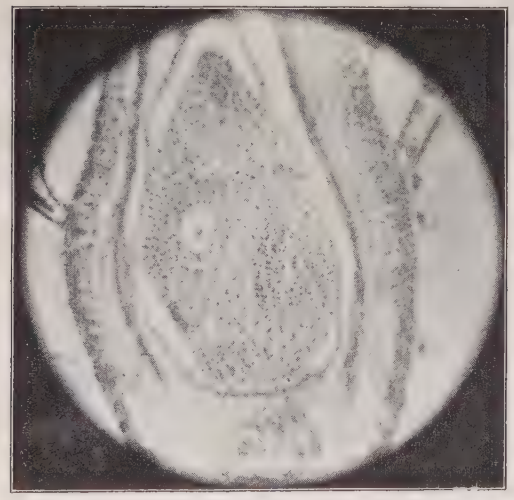


Scabiosa fumaroides.

Vergr.: alle Figuren 500 : 1.

Fig. 63. Pollen dreikernig. — Fig. 64. E. S. M. Z. — Fig. 65. Makrosporen-Tetrade. — Fig. 66. E. S. zweikernig. Fig. 67. E. S. vierkernig. — Fig. 68. E. S. mit den beiden Polkernen. — Fig. 69. Reifer E. S.

Die weibliche Haploidgeneration entwickelt sich aus dem einzelligen Archespor der unitegminaten, tenuinucellaten Samenanlage (Fig. 64). Aus der Embryosackmutterzelle gehen durch die heterotypische Teilung die beiden Tochterzellen hervor, deren beide Kerne sich im Stadium der Interkinese befinden. Auf dieser Entwicklungsstufe setzt schon die Degeneration der Nucellus-Epidermis ein, die, wie unsere Abbildung zeigt, an den Seiten bereits kollabiert, während sie über dem Scheitel noch einigermaßen erhalten ist. Aus dieser Dyade entwickelt sich dann die Makrosporentetrade (Fig. 65), deren chalazale Zelle sich auf Kosten der drei darüber gelegenen Schwesterzellen vergrößert und zum Embryosack wird. In unserer Abbildung ist die Nucellus-Epidermis zwar noch vollkommen erhalten; die Kerne zeigen jedoch schon überall Degenerationserscheinungen. Fig. 66 zeigt den zweikernigen Embryosack umgeben von einer gleichmäßigen Schicht von Zellen, dem Embryosacktapetum. Die Innenwand des Embryosackes ist von einer ganz dünnen Plasmaschicht belegt, die an den beiden Polen, wo jeweils ein Kern liegt, dicker ist und in sich eine große Vakuole einschließt. Der daraus entstandene vierkernige Embryosack kommt in Fig. 67 zur Abbildung, während Fig. 68 den kurz vor seiner Reife stehenden Embryosack zeigt. Wir sehen oben den aus den beiden Synergiden und der Eizelle bestehenden Eiapparat, darunter liegen die noch nicht verschmolzenen Polkerne in einer stärkeren Plasmahäufung, während an der Basis des Embryosackes die drei hintereinander stehenden, einkernigen Antipoden zu sehen sind. Durch Verschmelzung der beiden Polkerne entsteht der reife Embryosack (Fig. 69). Die Synergiden haben sich stark aufgebläht und bedecken die Eizelle beinahe vollkommen. Der ganze Embryosack ist von feinen Plasmafäden durchsetzt, die Vakuolen in sich einschließen. In der Mitte liegt allseitig von dichtem Plasma umhüllt der sekundäre Embryosackkern. Die Antipoden sind groß und einkernig.



Mikrophoto Nr. 3

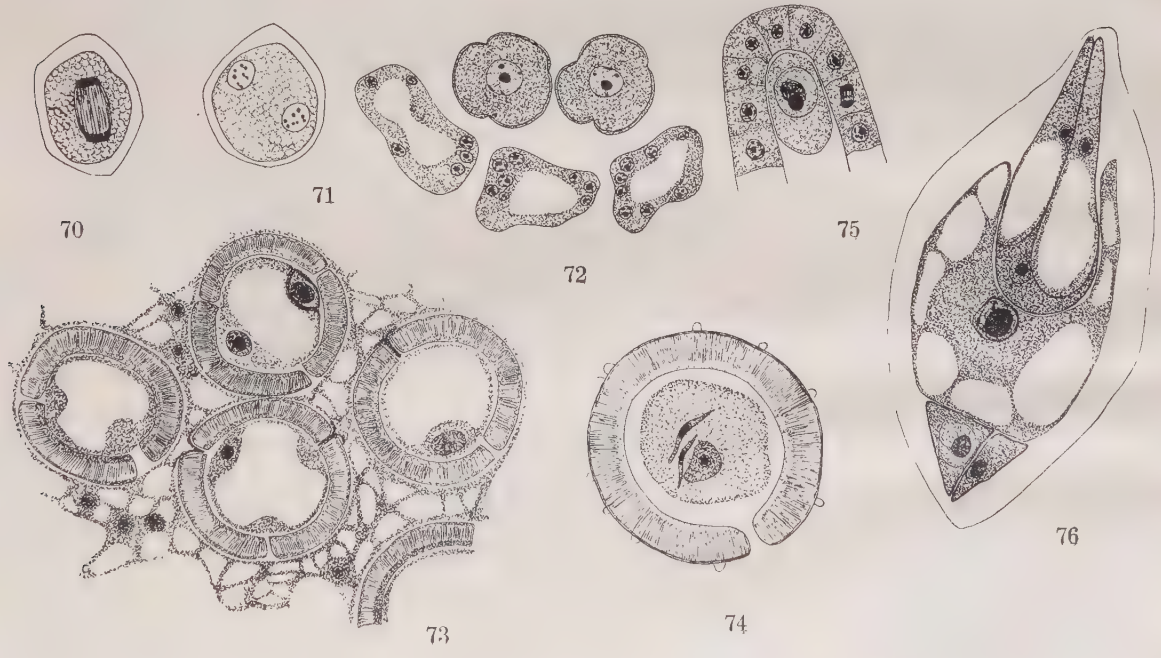
Scabiosa fumaroides.
Zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten.

In dem mikrophotographischen Bilde (Mikroph. Nr. 3) zeige ich das Vorkommen von zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten, wie ich dies auch bei Dipsacus fullonum beobachtet und zur Abbildung gebracht habe. Wir sehen zwei einkernige Embryosäcke umgeben vom einschichtigen Embryosacktapetum, beide Embryosäcke sind durch eine deutliche Markierung im Gewebe des Fruchtknotens getrennt.

Scabiosa ochroleuca.

In der Entwicklung der männlichen Haploidgeneration durchläuft der Kern der Mikrosporenmutterzelle das Stadium der Synapsis, um dann zur Reduktionsteilung überzugehen. Der Kern der Pollenmutterzelle liegt ohne Wandung in dem dichten, wabigen Plasma und zeigt die bipolar angelegte Spindel. Die Gemini sind bereits getrennt und ihre Einzelchromosomen streben den Polen der Spindel zu. Das daraus resultierende Stadium zeigt Fig. 70 als Telophase der heterotypischen Teilung. Die Chromosomen sind vollkommen auseinander gewichen und liegen nun an den Polen der Spindel als nicht mehr deutlich voneinander zu trennende Körper. Es löst sich dann die Faserspindel auf und es erfolgt die Bildung der Tochterkerne (Fig. 71), die im Stadium der Interkinese verbleiben. Daran schließt sich die homöotypische Teilung, aus der die Tetradenkerne hervorgehen. In diesem, wie in dem vorausgegangenen Stadium sind in den Kernen überall deutlich 8 Chromosomen zu erkennen. Zwischen den Tetradenkernen ist das Plasma oft wesentlich dichter als in der peri-

pheren Schicht. Dies dürfte auf Degeneration des kurz zuvor neu gebildeten Phragmoplasten zurückzuführen sein. Da bei der Bildung der vier Tetradenkerne nur je zwei Phragmoplasten zwischen den beiden Kernpaaren der homöotypischen Teilung vorhanden waren, das dichte Plasma aber zwischen allen vier Kernen gleichmäßig liegt, so muß eine Neubildung von Phragmoplasten zwischen allen vier Kernen voraufgegangen sein, wie dies bei dem simultanen Phragmoplastentypus der Tetradenbildung zutrifft. Es wird jedoch hier die Tetradenteilung nach dem Furchungstypus vorgenommen. Die Tatsache, daß auch in diesem Stadium die Verdichtung des zentralen Zytoplasmas so auffallend ist, dürfte ein Beweis dafür sein, daß die Progression des Furchungstypus aus dem Phragmoplastentypus bei der Pollentetradenbildung der Dipsacaceen eine noch relativ junge Erwerbung ist. Nach Vollendung der Furchungsteilung liegen die jungen tetraederförmigen Pollen innerhalb der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle. Während dieses Stadiums beginnen sich die Tapetenzellen voneinander zu lösen, um in das Pollenfach einzudringen. Man erkennt in ihnen auf dem Schnitt meistens vier Kerne, doch ist es fraglich, ob die Anzahl der Kerne nicht das doppelte dieser Zahl beträgt, da die Tapetenzellen sehr groß sind und daher möglicherweise in dem Schnitt nicht alle Kerne getroffen sind. Die jungen Pollenkörner zeigt Fig. 72. Die Wandbildung hat eingesetzt, und wie können jetzt schon die beginnende Differenzierung der Exine, wie sie weiter unten besprochen werden soll, erkennen. Die jungen Pollen sind auch nicht vollkommen rund, sondern zeigen Einschnürungen, die Anlage der späteren Austrittsstellen für den Pollenschlauch. In diesem Stadium sind die Tapetenzellen meist achtkernig, besitzen eine große Vakuole und sind noch nicht verschmolzen. Nun setzt ein kräftiges Wachstum der jungen Pollen ein, kenntlich an der Ausbildung einer zentralen Vakuole, die von einem dünnen Plasmabelag eingeschlossen ist, und nur an der Stelle, wo der Kern liegt, eine größere Dichtigkeit angenommen hat. Die Wandung des Pollens mit den drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch ist nun bedeutend dicker und zeigt innen eine schmale



Scabiosa ochroleuca.

Vergr.: Fig. 70 u. 71 1000 : 1; Fig. 72—76 500 : 1.

Fig. 70. P. M. Z. Telophase der heterotypischen Teilung. — Fig. 71. P. M. Z. Interkinese. — Fig. 72. Junge Pollenkörner mit beginnender Wandbildung. Tapetenzellen achtkernig. — Fig. 73. Pollenkörner im Vakuolenstadium nach Abgabe der Antheridium-Mutterzelle. Eindringen des Periplasmodiums durch die Spalten für den künftigen Pollenschlauch, ohne jedoch mit dem Plasma des Pollenkornes zu verschmelzen. — Fig. 74. Reifes Pollenkorn mit drei Kernen. — Fig. 75. Nucellus mit einzelligem Archespor. Synaptisches Stadium der E. S. M. Z. Fig. 76. Reifer E. S.

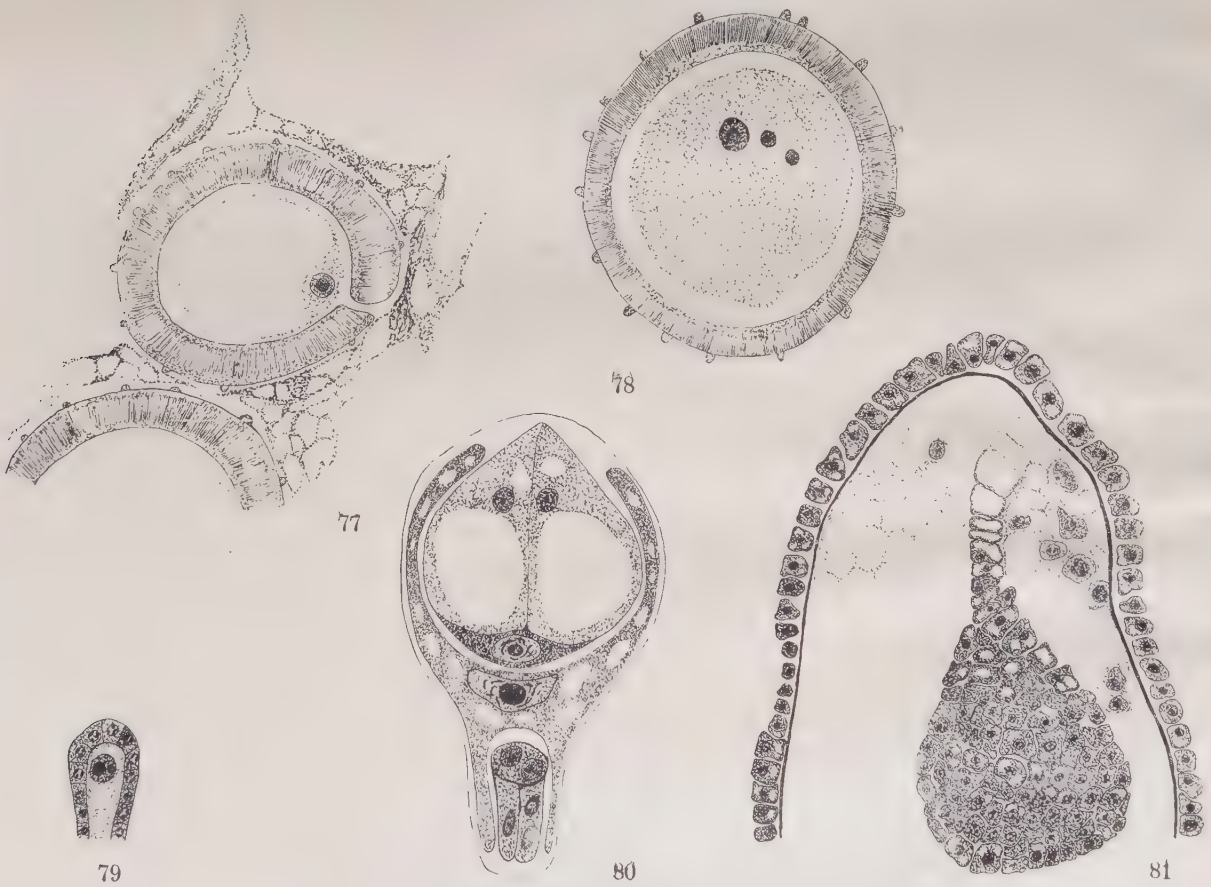
Körnchenschicht, auf die nach außen eine Stäbchenschicht folgt. Die Stäbchenschicht setzt sich durch Ausscheidung einer feinen Kutikula scharf gegen das umgebende Periplasmodium ab. Dieses ist aus der Verschmelzung der Tapetenzellen entstanden, läßt nirgends mehr Zellgrenzen erkennen und hat einen schaumigen Bau, in welchem zahlreiche Kerne zerstreut liegen. Durch Teilung des vegetativen Kernes entsteht darauf die Antheridium-Mutterzelle, das Pollenkorn ist zweikernig geworden (Fig. 73). Die Pollen nehmen immer noch an Größe zu; ihre Wandung ist zu einer mittleren Stäbchenschicht ausgebildet, welche nach außen und innen von je einer schmalen Körnchenschicht eingeschlossen ist. Man sieht auf der Abbildung, wie das Periplasmodium die Pollen allseitig ganz dicht umgibt und feine Fortsätze durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch in das Innere des Pollens hineinschiebt. Diese eindringenden Plasmafäden verschmelzen jedoch nicht mit dem Plasma des Pollens und sind durch das Haematoxylin dunkler gefärbt, was auf degenerative Veränderungen beziehungsweise auf Umwandlung schließen läßt. Durch Teilung der Antheridium-Mutterzelle entsteht dann das dreikernige Pollenkorn. Die beiden Spermakerne sind langgestreckt und mit je einem großen Nukleolus versehen. Auch hier möchte ich die Gebilde als Spermakerne und nicht als Spermazellen deuten, weil sie als Zellen infolge der Kontraktion des Plasmas des Pollenkornes von einem ungefärbten Hof umgeben sein müßten. Allerdings möchte ich zu dieser Frage noch keine grundsätzliche Stellung einnehmen (Fig. 74).

Zur Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration bringe ich als erstes Bild in Fig. 75 den Nucellus mit dem einzelligen Archespor. Die Archesporzelle hat sich, ohne eine Schichtzelle abzugeben, bereits zur Embryosackmutterzelle umgewandelt, was an dem Vorhandensein des synaptischen Knäuels zu erkennen ist. Durch die homöotypische Teilung kommt es zur Entwicklung der Makrosporentetrade. Anstelle des Phragmoplasten sind an den neugebildeten Zellwandungen zahlreiche Vakuolen entstanden. Eine Differenzierung der einzelnen Makrosporen ist noch nicht erfolgt, und die Nucellusepidermis hat sich entsprechend der Verlängerung des Archespors gestreckt. Die chalazale Makrospore zeigt nun eine bedeutende Größenzunahme und hat zwei große Vakuolen ausgebildet, zwischen denen der Kern in einer Plasmabrücke liegt. Die Ausbildung der Vakuolen läßt darauf schließen, daß es sich um eine sehr schnelle Zellvergrößerung handelt, ebenso wie das Vakuolenstadium des einkernigen Pollenkornes das Kennzeichen für die Zeit der stärksten Größenzunahme ist. Die innerste Makrospore stellt nunmehr das Stadium des einkernigen Embryosackes dar, da die Vakuolenbildung zeigt, daß diese Makrospore bereits in die Keimung, also die Prothalliumentwicklung eingetreten ist. Die äußeren drei Makrosporen zeigen bereits Degenerationserscheinungen, die sich besonders auch durch die Verschleimung des Kernes zu erkennen geben. Auch die Zellen der Nucellusepidermis sind bereits degenerativ verändert und haben sich aus ihrem gegenseitigen Verbande gelöst. Hierbei bleibt jedoch berachtenswert, daß die Epidermiszellen über dem Scheitel in der Degeneration noch nicht so weit vorgeschritten sind, wie die seitlichen Zellen. Durch wiederholte Teilung bildet sich dann der vierkernige Embryosack, der von dem Embryosacktapetum, einer regelmäßigen, einreihigen Zellschicht umschlossen wird. Er zeigt an der Mikropyle zwei nebeneinander liegende Kerne und darunter zwei große Vakuolen. Von den beiden an der Chalazale liegenden Kernen ist nur einer im Schnitt getroffen. Das Stadium des achtkernigen Embryosackes zeigt Fig. 76. Die Polkerne sind bereits zum sekundären Embryosackkern vereinigt, die umgekehrt pyramidenförmigen Antipoden sind einkernig.

Callistemma brachiatum.

In der männlichen Haploidgeneration führt die Entwicklung der Pollenmutterzelle vom synaptischen Stadium über die Pollentetraden zur Bildung der jungen freien Pollenkörner. Diese zeigen bereits eine Differenzierung der Exine in eine innere schmale granulierte und äußere breite Stäbchenschicht, die auch schon Höcker und Buckeln trägt. Im Innern liegt, noch von wenig Plasma

umgeben, der vegetative Kern. Auch die drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch sind bereits angelegt. Das Bild bringt sehr deutlich die Bildung des Periplasmodiums aus den Tapetenzellen zur Anschauung. Die letzteren sind in diesem Stadium vierkernig, haben sich bereits aus ihrem Verbande gelöst und sind nach dem Innern des Pollenfaches gewandert. Während einige noch vollkommen erhalten sind, sieht man bei anderen, daß die Zellenmembran sich an der Innenseite aufgelöst hat und daß der Zellinhalt mit dem anderer Tapetenzellen confluiert, um als schaumiges Periplasmodium die einzelnen Pollenkörner zu umgeben. Ein etwas weiteres Stadium zeigt Fig. 77. Die Exine hat bereits auch eine äußere granulierte Schicht angelegt und das Pollenkorn selbst hat bedeutend an Größe zugenommen. Im Innern liegt das Zytoplasma als dünner Wandbelag, der an der Stelle, wo der vegetative Kern liegt, eine größere Dichtigkeit zeigt. Von diesem zytoplasmatischen Wandbelag wird eine große Vakuole eingeschlossen; das ganze Bild zeigt das einkernige Pollenkorn im Vakuolenstadium. Nun nimmt das Pollenkorn sehr schnell an Größe zu — kenntlich an dem Auseinanderweichen der Stäbchenschicht — und wird durch Teilung des vegetativen Kernes zweikernig. Die generative Zelle liegt dicht der Innenwand des Pollenkornes an und hat, wie der vegetative Kern, zwei Kernkörperchen. Das Periplasmodium umgibt als feines, wabiges Gewebe die Pollen, an einzelnen Stellen scheint sich jedoch schon die beginnende Degeneration bemerkbar zu machen, was an der starken Farbstoffspeicherung zu erkennen ist. Durch Teilung der generativen Zelle entstehen hierauf die beiden Spermakerne, die hier vollkommen rund sind und ein deutliches Kernkörperchen zeigen. Damit hat das Pollenkorn seine Reife erlangt (Fig. 78).



Callistemma brachiatum.
Vergr.: alle Figuren 500 : 1.

Fig. 77. Aelteres einkerniges Pollenkorn im Vakuolenstadium. Periplasmodium. — Fig. 78. Dreikerniges Pollenkorn. — Fig. 79. E. S. M. Z. — Fig. 80. Reifer E. S., drei Antipoden nebeneinander. — Fig. 81. Embryo.

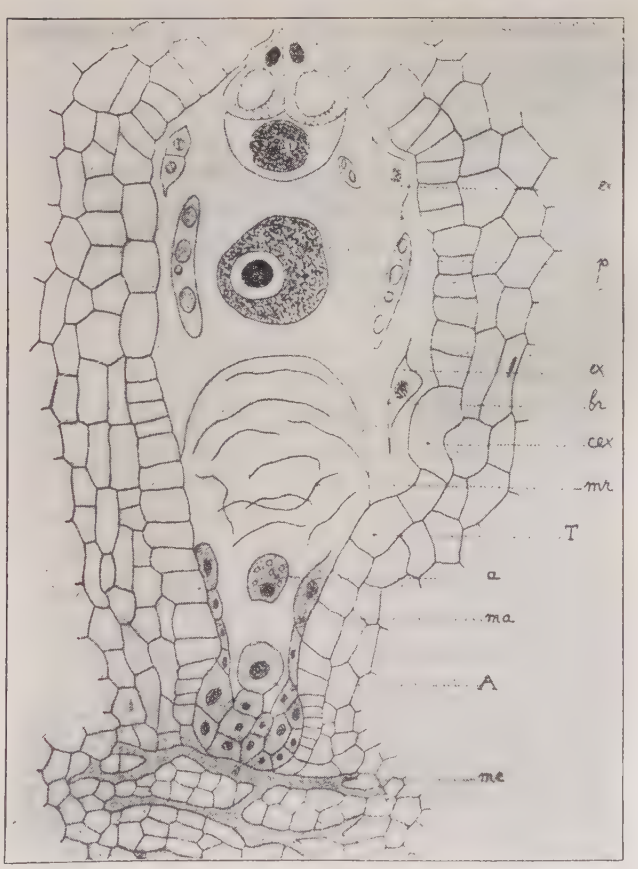
Die Makrosporenentwicklung beginnt mit dem einzelligen Archespor der unitegminaten, tenuinucellaten Samenanlage (Fig. 79). Aus ihm entwickelt sich durch die allotypischen Teilungen die allseitig vom Nucellus umgebene Makrosporentetrade. Während die drei obersten dieser Zellen allmählich degenerieren, nimmt die unterste, chalazale, immer mehr an Größe zu und entwickelt sich zum Embryosack; gleichzeitig degeneriert auch der Nucellus. Der reife Embryosack (Fig. 80) zeigt einen sehr stark entwickelten Eiapparat, dessen beide Synergiden die unter ihnen liegende Eizelle fast vollkommen bedecken. Jede der beiden Synergiden zeigt eine große Vakuole, über welcher nach der Mitte zu der Kern liegt. An der Basis des Embryosackes liegen die drei zweikernigen Antipoden, und zwar so, daß zwei längs gestellt sind, während die dritte quer darüber liegt. Eine andere Anordnung der Antipoden zeigt Fig. 8. Hier sind diese einkernig und alle drei längs gestellt. Der ganze übrige Raum des Embryosackes ist mit Zytoplasma ausgefüllt, in dessen Mitte der schalenförmige sekundäre Embryosackkern liegt. Der aus der Befruchtung hervorgegangene Embryo ist in Fig. 81 abgebildet. Er hängt an einem Suspensor, dessen oberste Zellen bereits zu degenerieren anfangen, in das zelluläre Endosperm hinein. Auf unserm Bilde ist die auch an anderer Stelle besprochene Hülle des Embryosacktapetums besonders gut ausgebildet zu sehen.

Ich komme nunmehr zu einem Vergleich meiner Befunde mit den bisher in der Literatur niedergelegten Untersuchungsergebnissen:

Auf dem Längsschnitt einer Anthere findet man bei allen Dipsacaceen eine einzige Reihe von Pollenmutterzellen, die während ihres Synapsisstadiums bereits von vielkernigen Tapetenzellen umgeben sind. Die Angaben von Lavialle (1926), daß von den 50—60 Pollenmutterzellen des gesamten Antherenfaches die meisten bis auf 10—20 resorbiert würden, so daß die funktionierenden Pollenmutterzellen in einer Reihe umgeben vom Plasma der resorbierten Schwesterzellen liegen sollen, kann ich nicht bestätigen. Es ergibt sich ganz klar aus einem Vergleich meiner Abbildungen mit den Angaben von Lavaille, denen keine Zeichnungen beigegeben sind, daß das, was er als degenerierende Pollenmutterzellen ansieht, nichts anderes darstellt, als die vielkernigen Tapetenzellen, und daß er die Bildung des Periplasmodiums nicht erkannt hat, sondern sie als Degeneration von Pollenmutterzellen auffaßt. Ganz abgesehen davon, daß aus meinen verschiedensten Entwicklungsstadien die Periplasmodiumentwicklung klar ersichtlich ist, liegen vollkommen übereinstimmende Ergebnisse über die Periplasmodiumbildung von Knautia sowohl von Juel (1915) als auch von Risse (1926) vor. — Auch die anderen Angaben von Lavialle, über die Bildung der Antherenwand sind völlig unzutreffend. Er gibt an, daß sich die Antherenwandung erst während der Pollenreifung differenziere, indem die primäre Wand durch tangentiale Teilungen nach innen zu die Tapetenschicht, nach außen die sekundäre Wandschicht liefere. Wir haben gesehen, daß die Bildung des Periplasmodiums aus den Tapetenzellen im Stadium der einkernigen Pollenkörner einsetzt, so daß gar nicht die Rede davon sein kann, daß sich erst in diesem Stadium die verschiedenen Schichten der Antherenwandungen ausbilden. Auch seine Angabe, daß die Pollenkörner schon in den Antheren keimen und Kleistogamie vorhanden sei, steht mit meinen Beobachtungen im Widerspruch. Ich habe gefunden, daß die Pollenkörner im Pollenfach dreikernig und dann ausgestäubt wurden, so daß sehr viele Pollensäcke vollkommen leer waren, während in anderen noch mehr oder weniger zahlreiche Pollenkörner vorhanden waren. Da auch die erstgenannte Angabe von Lavialle ganz auf falscher Deutung beruht, kann ich nicht annehmen, daß die Mitteilungen über das Keimen der Pollenkörner in den Pollenfächern auf einem anderen Verhalten der Pflanze beruht, sondern ich bin geneigt, anzunehmen, daß Lavialle die sich oft stark färbenden Fetzen des degenerierenden Plasmodiums als Pollenschlauch angesehen hat. — Auch die anderen Untersucher haben weder bei Knautia noch bei einer anderen Dipsacacee eine Keimung der Pollenkörner in den Antherenfächern beobachtet.

Nach Chiarugi kommt es bei Knautia neglecta nicht zu einer Verschmelzung der Protoplasten im Periplasmodium, und Risse glaubt, für die verschiedenen Gattungen ein verschiedenes Verhalten in der Plasmodiumbildung feststellen zu können. Meine Beobachtungen stimmen mit denen der genannten Autoren größtenteils überein. Ich konnte feststellen, daß die Protoplasten der Tapetenzellen bei der Periplasmodiumbildung sehr lange gesondert bleiben und zum Teil eine vollkommene Verschmelzung der Protoplasten nicht stattfindet. In anderen Fällen aber scheint mir kein Zweifel zu bestehen, daß tatsächlich eine Verschmelzung der einzelnen Protoplasten vorkommt. Es dürfte sich hieraus ergeben, daß die Dipsacaceen die Tendenz haben, ein wirkliches Periplasmodium zu bilden, daß aber die vollkommene Verschmelzung der Protoplasten noch nicht in allen Fällen durchgeführt ist. Physiologisch spielt dies übrigens auch gar keine Rolle, da die direkte Nahrungsaufnahme jedes einzelnen Pollenkornes aus den umgebenden Tapetenzellen auch dann gewährleistet ist, wenn eine vollkommene Verschmelzung der einzelnen Protoplasten nicht erfolgt. Schließlich stellt ja eine Tapetenzelle mit mindestens 8 Kernen schon ein selbständiges Plasmodium dar, und durch das Einwandern dieser Tapetenzellen in das Pollenfach und die Umlagerung um jedes einzelne Pollenkorn ist auch der Charakter eines „Peri"-Plasmodiums gegeben. Uebrigens ist zu erwähnen, daß auch für die Compositen die Angaben über die Verschmelzung der Protoplasten der Tapetenzellen verschieden lauten.

Als Haploidzahl wurde von mir bei Scabiosa ochroleuca, Scabiosa atropurpurea, Dipsacus fullonum, Dipsacus silvestris, Dipsacus ferox, Knautia magnifica die Zahl 8 festgestellt, was in vollkommener Uebereinstimmung mit den bei Tischler (1927) zitierten Zahlen steht (abgesehen von der einen Ausnahme bei Cephalaria syriaca).



Knautia arvensis.
(Reproduktion nach Lavialle.)

Aus meinen Untersuchungen geht ferner hervor, daß die Tetradenteilung der Pollenmutterzelle bei allen untersuchten Dipsacaceen nach dem Furchungsschema verläuft. Ferner konnte ich zeigen, daß die reifen Pollenkörner stets dreikernig sind, so daß also die Dipsacaceen in ihrer Pollenentwicklung und Chromosomenzahl sich vollkommen einheitlich verhalten.

Wenden wir uns nunmehr zur Entwicklung des weiblichen Gametophyten, so konnte ich feststellen, daß bei Dipsacus laciniatus ein mehrzelliges Archespor angelegt wurde, während die übrigen Arten ein einzelliges Archespor besitzen. Der Embryosack entwickelt sich aus der chalazalen Makrospore und ist normalerweise achtkernig, doch finden wir in einigen Fällen, z. B. Callistemma brachiatum, Scabiosa columbaria, Dipsacus fullonum, daß die Antipoden zweikernig werden. Eine Vermehrung der Zahl der Antipoden wurde von mir nicht beobachtet. Bisher liegt nur die Angabe von Balicka-Iwanowska (1899) vor, daß sich bei Morina longifolia die Antipoden nach der Befruchtung vermehren; sie werden also nicht mehrkernig, sondern bilden eine Reihe von mehreren

übereinander gelagerten Zellen. Wir können also für die Dipsacaceen 3 Typen von Antipoden unterscheiden, und zwar zuerst den Normaltypus von drei einkernigen Antipoden, zweitens den Typus der Antipodenvermehrung und drittens den Typus der mehrkernigen Antipoden. Wir finden hier eine vollkommene Parallele zum Verhalten der Antipoden bei den Compositen.

Von besonderem Interesse scheint mir die Feststellung von 16kernigen Embryosäcken bei den Dipsacaceen zu sein, wie ich bei Knautia arvensis nachweisen konnte, und die gleichfalls eine Parallele zu dem Vorkommen von 16kernigen Embryosäcken bei den Compositen bildet. Ferner wurde von mir festgestellt, daß die Endospermbildung stets nach dem zellulären Typus verläuft, eine Tatsache, die sich wohl auch aus der Abbildung von Morina longifolia bei Balicka-Iwanowska entnehmen läßt, wenn dort auch nicht besonders darauf hingewiesen ist.

Dann möchte ich hervorheben, daß es mir gelang, die bereits von Molliard (1895) und Lavialle (1925) beschriebenen eigenartigen Vorgänge im Nucellus von Knautia arvensis aufzuklären. Zum Vergleich mit meiner Abbildung 13 Tafel 9 gebe ich auf S. 39 die Abbildung von Lavialle. Beide Figuren stimmen überein in der Ausbildung des Eiapparates sowie des sekundären Embryosackkernes. Während aber bei Lavialle die Antipoden tatsächlich nicht in der Abbildung zu sehen sind, ergibt sich aus meiner Zeichnung, daß hier, wie auch schon Molliard hervorhebt, drei einkernige Antipoden vorhanden sind. Bei Lavialle müssen demnach diese drei Antipoden im Schnitt nicht getroffen sein; in der Tat liegen sie unter dem von Lavialle gezeichneten Gewebe an der Basis des Embryosackes. Die Zeichnung von Lavialle läßt klar erkennen, daß es sich in dem von ihm als Antipodialgewebe angesehenen Gewebekomplex um einen zweiten Nucellus handelt, welcher sich in den reifen Embryosack hineingeschoben hat. In meiner Zeichnung läßt sich dies Hineindrängen genau erkennen, es sind die vier Makrosporen sowie eine aus 2 Epidermiszellen bestehende Nucelluskappe sichtbar, während die seitlichen Zellgrenzen der Tapetenzellen schon bereits kollabiert und degeneriert sind. Bei Lavialle sehen wir noch die beiden unteren Makrosporen, die oberen sind nicht mehr zu erkennen; sie bilden die verschleimte Masse, die sich in den Embryosack vorwölbt. Die einzelnen Zellen, die wir im degenerierten Zustande seitlich im reifen Embryosack sehen, sind ohne jeden Zweifel als Degenerationsprodukte der Nucellus-Epidermis anzusprechen, die sich abgelöst haben. Dies ergibt sich auch daraus, daß die Nucellus-Epidermis im unteren Teile des eingedrungenen Nucellus noch erhalten ist. Es erübrigt sich, auf die Deutungen, die Lavialle den einzelnen Elementen zu geben sucht, einzugehen, da der Tatbestand durch meine Zeichnung hinreichend geklärt ist.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß ich in zwei Fällen in einer einzigen Samenanlage — Dipsacus fullonum und Scabiosa fumaroides — zwei Nucelli fand. Ich möchte es vorläufig ablehnen, diese Anlage als Rudiment zweier früher vorhanden gewesener Fruchtblätter anzusehen, sondern betrachte ihn lediglich als Abnormität, wie sie ja auch bei anderen Pflanzen in Ausnahmefällen gefunden wurde.

Zusammenfassung.

Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich für die männliche und weibliche Haploidgeneration der Dipsacaceen folgendes Bild:

In der männlichen Haploidgeneration zeigen die Dipsacaceen eine völlige Parallelentwicklung zu den Compositen, doch sind die einzelnen Typen der Progressionen noch nicht zu der Vollkommenheit gelangt, wie wir sie bei den Compositen antreffen. Von besonderer Bedeutung ist die Entwicklung des Periplasmodiums, die bei den Dipsacaceen entweder auf dem Stadium stehen bleibt, auf welchem die Zellgrenzen der Tapetenzellen noch erhalten sind, oder aber bereits zu einem typischen Syncytium geführt hat. Bei den Compositen ist, von einigen noch nachzuprüfenden Angaben abgesehen, der Zustand des Syncytiums in jedem Falle erreicht.

Eine andere außerordentlich wichtige Progression ist die Dreikernigkeit des Pollenkorns, die sich durchweg bei den Dipsacaceen und Compositen vorfindet. Aber auch hier zeigen die Compositen gegenüber den Dipsacaceen eine höhere Spezialisierung dadurch, daß sich die Spermakerne bei ihnen zu wurmförmigen Gebilden differenziert haben, während sie bei den Dipsacaceen noch klein und eiförmig sind.

Es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß das Fehlen von Periplasmodium und dreikernigen Pollenkörnern bei den Campanulaceen schon allein ausreichen dürfte, diese beiden Familien in getrennten Reihen unterzubringen.

Für die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration der Dipsacaceen ergibt sich folgendes abwechslungsreiches Bild: Zwar hebt sich der unitegminate, tenuinucellate Typus der Samenanlage als prinzipielles Kennzeichen bei allen untersuchten Gattungen und Arten heraus, im einzelnen finden sich jedoch sehr große Varianten. Während in den meisten Fällen die Reduktion des Nucellus bis zum einzelligen Archespor vorgeschritten ist, finden wir bei Dipsacus laciniatus noch ein mehrzelliges Archespor. Es sei darauf hingewiesen, daß auch die Compositen nebeneinander teils ein vielzelliges, teils ein einzelliges Archespor besitzen, während die Campanulaceen stets nur ein einzelliges Archespor aufweisen.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß die chalazale Makrospore einen normalen achtkernigen Embryosack liefert, andererseits aber konnte ich nachweisen, daß in einigen Fällen alle 4 Makrosporen zum Aufbau des Embryosackes verwendet werden, wodurch u. a. auch 16kernige Embryosäcke gebildet werden. Die Verwendung von 4 Makrosporen zum Aufbau des Embryosackes findet sich bei manchen Compositen, und meistens werden dann bei diesen Pflanzen auch 16kernige Embryosäcke ausgebildet. Ein solches Verhalten findet sich jedoch nicht bei den Campanulaceen.

Die Antipoden sind bei den Dipsacaceen teils einkernig, teils zweikernig, teils in der Anzahl vermehrt und auch hier ist eine deutliche Parallele zu den Compositen zu erkennen, bei denen wir neben einkernigen Antipoden auch die verschiedensten Typen der Antipodenvermehrung besitzen, sei es, daß die Antipodenzellen eine Vermehrung erfahren oder nur die Kerne. Auch wenn nur die Kerne der Antipoden sich vermehren, kann dies bei den Compositen entweder durch Mitose oder durch Amitose erfolgen.

Besonders bemerkenswert ist auch die Endospermbildung, die bei den Dipsacaceen stets nach dem zellulären Typus ohne Bildung von Haustorien vor sich geht und in gleicher Weise bei den Compositen erfolgt, wenn auch hier in zahlreichen Fällen bereits der progressivere Typus der nucleären Endospermanlage erreicht wurde. Die Campanulaceen zeigen im Gegensatz hierzu ein typisches Haustorialendosperm, wie es sich weder bei den Compositen noch bei einer Familie der Rubiales findet.

Es dürfte zweckmäßig sein, zu einem Vergleich auch die Valerianaceen heranzuziehen, da sich aus diesem Vergleich einerseits die Einheitlichkeit der Entwicklungstendenzen der Valerianaceen, Dipsacaceen und Compositen und andererseits die Verschiedenartigkeit derselben bei den Campanulaceen am besten ersehen läßt. Wir beziehen uns bei diesen Angaben auf die Veröffentlichungen von Asplund (1920). Der männliche Haploid ist charakterisiert durch die Dreikernigkeit der Pollenkörner nach Elfving (1879), sowie nach eigenen Untersuchungen von Schürhoff, die er in seiner „Zytologie der Blütenpflanzen“ (1926) auf Seite 687 mitteilt. Ferner werden Tapetenperiplasmodien ausgebildet. Das weibliche Archespor ist sowohl einzellig, wie vielzellig. Die Antipoden werden meistens durch Mitose zweikernig, können aber auch drei- bis vierkernig werden. Der Embryosack ist von einem typischen Tapetum umgeben. Das Endosperm wird nach dem zellulären Typus gebildet. Im übrigen entwickeln sich die Valerianaceen genau so wie die Dipsacaceen und Compositen, so daß jedes Bild aus dem Entwicklungsgange der männlichen und weiblichen Haploidgeneration ebenso auf die Dipsacaceen wie auf die Compositen paßt. Was daher von den Dipsacaceen gesagt wird, gilt bis in die Einzelheiten genau so gut für die Valerianaceen. Und mit demselben Recht, mit dem uns die

einzelnen Entwicklungsphasen der Haploidgeneration der Valerianaceen und Dipsacaceen den Schluß auf eine „natürliche Verwandtschaft" gestatten, müssen wir diesen Schluß auf Grund der gleichen Befunde auch auf das Verhältnis der Valerianaceen und Dipsacaceen einerseits und der Compositen andererseits ausdehnen.

Aus meinen Ergebnissen geht hervor, daß die Dipsacaceen in der verschiedensten Weise Ansätze zu neuen Entwicklungstendenzen zeigen und daß diese gleichen Entwicklungstendenzen von den Compositen aufgenommen und weiter ausgestaltet sind, so daß man auf Grund der Haploidentwicklung die Compositen als eine höhere Stufe der Dipsacaceen ansehen kann, und zwar in einer gradlinigen Entwicklung, bei der auch alle Zwischenstufen vorhanden sind.

Dagegen zeigen die Campanulaceen gewissermaßen eine zum Stillstand gekommene Haploidentwicklung, bei der sich die Entwicklungstendenzen, die wir bei den Compositen schon mehr oder weniger ausgeprägt antreffen, in keiner Weise andeuten.

Kommen wir somit auf Grund der Haploidentwicklung zu einer Ablehnung naher verwandtschaftlicher Beziehungen der Campanulaceen zu den Compositen und zu einem Anschluß der Compositen an die Dipsacaceen, so wird diese Schlußfolgerung noch eine weitere Stütze erhalten, wenn es gelingt, die Campanulaceen auch auf Grund ihrer Haploidgeneration an andere Reihen des Systems anzuschließen.

Im Syllabus von Eichler folgen die Campanulaceen auf die Plantaginaceen und auch Schumann (Die Pflanzenwelt 1922, Band III, S. 220) gibt an, daß Beziehungen zwischen den Plantaginaceen und den Campanulaceen erkennbar sind. Wenn wir diese Anschauungen an der Haploidgeneration nachprüfen, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß die Haploidgeneration der Plantaginaceen mit der der Campanulaceen in allen Hauptpunkten übereinstimmt, so daß auf Grund der Entwicklung der Haploidgeneration nichts dagegen spricht, zwischen diesen beiden Familien verwandtschaftliche Beziehungen anzunehmen.

In der männlichen Haploidgeneration zeigen beide Familien zweikernige Pollenkörner und das Fehlen von Periplasmodien im Gegensatz zu den Dipsacaceen und Compositen.

In der weiblichen Haploidgeneration finden wir stets ein einzelliges Archespor, stets die Entwicklung eines normalen Embryosackes aus der chalazalen Makrospore, stets drei einkernige Antipoden und endlich die Entwicklung eines typischen Haustorialendosperms. Die Bildung der Endospermhaustorien ist allerdings bei beiden Familien sehr abweichend, woraus sich eine Divergenz der Entwicklungsrichtung annehmen läßt.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Compositen auf Grund ihrer Haploidentwicklung eine höhere Stufe gegenüber den Dipsacaceen darstellen, daß aber alle ihre Progressionen schon in den Dipsacaceen angelegt sind. Die Haploidgeneration der Compositen bildet infolgedessen eine gradlinige Weiterentwicklung der Haploidgeneration der Dipsacaceen, woraus man unbedingt den Schluß auf eine sehr nahe Verwandtschaft ziehen kann.

Andererseits zeigen die Campanulaceen in keiner Weise ähnliche Entwicklungstendenzen der Haploidgeneration wie die Compositen und können daher nicht als mit diesen nahe verwandt angesehen werden. Der Entwicklungstypus der Haploidgeneration der Campanulaceen zeigt eine Parallelentwicklung zu den Plantaginaceen, und es steht daher cytologisch nichts im Wege, die Campanulaceen in irgendeiner Form an die Plantaginaceen anzugliedern.

Literatur-Verzeichnis.

1922. Afzelius, K.: Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen Platantheraarten. Svenska bot. Tidskr. Bd. 16.

1924. ——, Embryologische und zytologische Studien in Senecio und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani Bd. 8.

1912. Armand: Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobéliacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 155.

1920. Asplund, Erik: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. K. Sv. vet. Handl. Bd. 61.

1899. Balicka-Iwanowska, G.: Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains gamopétales. Flora Bd. 86.

1855. Barnes, Chr. R.: The process of fertilization in Campanula americana L. Bot. Gazette Bd. 10.

1901. Billings, F. H.: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora Bd. 88.

1927. Brough, P.: Studies in the Goodeniaceae I. The life-history of Dampiera stricta (R. B.). Proc. Linn. Soc. of New South Wales Bd. 52.

1895. Chamberlain, C. J.: The embryosac of Aster Novae Angliae. Bot. Gazette. Bd. 20.

1927. Chiarugi, A.: L'evoluzione della cellula del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune asteraceae. N. Giorn. Bot. ital. N. S. Bd. 34.

1916. Dahlgren, K. V. O.: Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 56.

1890. Eichler, A. W.: Syllabus 5. Auflage Berlin.

1924. Engler-Gilg: Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin.

1902. Ernst, A.: Chromosonenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb. Flora Bd. 91.

1928. Giesenhagen: Lehrbuch der Botanik (10. Aufl.).

1889. Hegelmaier, F.: Ueber den Keimsack einiger Kompositionen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitung Bd. 47.

1859. Hofmeister, W.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligen nur durch Zellenteilung wachsendem Endosperm. Abhandlg. d. Kgl. sächs. Ges. der Wiss. IV.

1922. Howe, D. T.: A preliminary notice concerning the development of the embryosac in Grindelia squarrosa. Proc. Nebraska Acad. Sc. Bd. 5.

1881. Jönsson, B.: Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermas embryosäckutveckling. Bot. Notiser.

1915. Juel, H. C.: Untersuchung über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56.

1925. Lavialle, P.: Sur la nutrition du sac embryonnaire chez Knautia arvensis Coult. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 180.

1925. ——, Sur le sac embryonnaire des Dipsacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.

1925. ——, Sur les antipodes et la région chalazienne de l'ovule des Dipsacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.

1926. ——, Le développement de l'anthère et du pollen chez Knautia arvensis. Coult. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 182.

1895. Molliard, M.: Sur le sort des cellules antipodes chez le Knautia arvensis Coult. Bull. de la Soc. Bot. de France.

1898. Osterwalder, Ad.: Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora Bd. 87.

1914. Persidsky, D.: Einige Fälle anomaler Bildung des Embryosackes bei Delphinium elatum. L. Mém. de la Soc. des Nat. de Kiew. Bd. 23.

1926. Risse, K.: Chromosomenzahlen und Periplasmodiumbildung in der Familie der Dipsacaceen. Ber. d. D. B. Ges. Bd. 44.

1924. Schürhoff, P. N.: Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 63.

1926. ——, Die Zytologie der Blütenpflanzen.

1927. ——, Synergidenhaustorien der Calenduleae und Arctotideae sowie die systematische Stellung der Compositae. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 44.

1922. Schumann, K.: Die Pflanzenwelt.

1922. Schwarzenbach, Fr.: Untersuchungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera (L.) Crantz unter der Annahme des hybriden Ursprungs dieser Art. Flora Bd. 115.

1905. Shattuck, Charles H.: A morphological study of Ulmus americana. Bot. Gazette Bd. 40.

1878. Strasburger, E.: Ueber Polyembryonie. Zeitschr. f. Naturwiss. Jena XII.

1915. Tahara, M.: Cytological studies on Chrysanthemum. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 28 u. 29.

1903. Tischler, G.: Ueber eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von Cytisus Adami Poir. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.

Lebenslauf.

Geboren bin ich am 18. Januar 1883 in Baden-Baden. Nach Absolvierung des humanistischen Gymnasiums in Rastatt studierte ich in Würzburg, Straßburg und Berlin Medizin. 1916 legte ich in Berlin mein medizinisches Staatsexamen ab und promovierte im Frühjahr 1919 mit einer Arbeit: „Ueber Kleinhirntumoren und ihre operative Behandlung“ zum Doctor der medizinischen Fakultät. Meine Fachausbildung als Frauenarzt erhielt ich als Assistent bei Prof. Straßmann und Prof. Hammerschlag. Außerdem war ich 3 Jahre leitender Arzt der chirurgisch-gynäkologischen Klinik von San.-Rat Boll. Im Jahre 1919 heiratete ich und ließ mich gleichzeitig in Berlin nieder. Den Krieg machte ich zuerst mit als Arzt des Lazarettzuges der Rheinisch-westfälischen Maltesergenossenschaft, später als Bataillonsarzt im Landw.-Inf.-Regt. 386 in Flandern, Frankreich und Rußland. Von 1925 ab widmete ich mich neben meinem Beruf botanischen und speziell zytologischen Studien.